



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE
MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Análisis de los Linajes Fundadores del DNA
mitocondrial en cuatro poblaciones indígenas de México**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A:

ERNESTO GARFIAS MORALES



**DIRECTORA DE TESIS:
DRA. ANGÉLICA GONZÁLEZ OLIVER**

2012



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

1. Datos del alumno

Apellido paterno
Apellido materno
Nombre(s)
Teléfono
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Carrera
Número de cuenta

1. Datos del alumno

Garfias
Morales
Ernesto
55 20 96 70 33
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
099119144

2. Datos del tutor

Grado
Nombre(s)
Apellido paterno
Apellido materno

2. Datos del tutor

Dra.
Angélica
González
Oliver

3. Datos del sinodal 1

Grado
Nombre(s)
Apellido paterno
Apellido materno

3. Datos del sinodal 1

Dr.
Luis
Medrano
González

4. Datos del sinodal 2

Grado
Nombre(s)
Apellido paterno
Apellido materno

4. Datos del sinodal 2

Dr.
Arturo Carlos II
Becerra
Bracho

5. Datos del sinodal 3

Grado
Nombre(s)
Apellido paterno
Apellido materno

5. Datos del sinodal 3

Lic.
Juan Alberto
Román
Berrelleza

6. Datos del sinodal 4

Grado
Nombre(s)
Apellido paterno
Apellido materno

6. Datos del sinodal 4

M. en C.
María Isabel
De la Cruz
Laina

7. Datos del trabajo escrito

Título

Número de páginas
Año

7. Datos del trabajo escrito

Análisis de los Linajes Fundadores del DNA mitocondrial en cuatro poblaciones indígenas de México
124 p
2012

DEDICATORIA

A mi hermana Alondra

Porque me has apoyado infinitamente, sobretodo en los momentos más difíciles, porque has estado conmigo una y otra vez, de forma incondicional y sincera, porque me has enseñado a ser mejor persona y has sido de mis ejemplos a seguir, aunque no te alcance, aunque siempre esté un paso atrás, si tú continúas, yo lo haré.

Querida hermanita, este tipo de trabajos son los que nos diferencian de los monos amaestrados.

AGRADECIMIENTOS ACADÉMICOS

A la Universidad Nacional Autónoma de México, por permitirme formar parte de ella y darme una formación universitaria de la más alta calidad internacional.

A la Dra. Angélica González Oliver por su tutoría, comentarios y correcciones en este trabajo, así como su enseñanza y apoyo en el trabajo de laboratorios, gracias por su paciencia y confianza durante todo este tiempo.

Al Dr. Alfonso Miguel Torre Blanco por permitirme formar parte de este grupo de trabajo, por sus enseñanzas en el área de la antropología molecular y por sus comentarios y observaciones a la tesis.

A la M. en C. María Isabel de la Cruz Laina por sus observaciones sobre la tesis, por su excelente enseñanza en cuanto a las técnicas moleculares y el apoyo brindado durante el desarrollo de este trabajo.

Al Dr. Luis Medrano González, por sus valiosos comentarios, observaciones y asesorías en cuanto al análisis estadístico realizado, los cuales fueron fundamentales en este trabajo.

Al Dr. Arturo Carlos II Becerra Bracho, por los comentarios y observaciones realizadas y su valiosa enseñanza en el área de evolución.

Al Antropólogo Físico Juan Alberto Román Berrelleza, por sus comentarios y asesoría en el campo de la antropología.

A la Bióloga Andrea González González, por su asesoría en cuanto al análisis con TFPGA, por su asesoría y enseñanzas en el área de la genética de poblaciones.

A mis compañeros de laboratorio por brindarme su apoyo en cada momento.

A todos mis profesores de la carrera, por el conjunto de conocimientos invaluable y la excelente enseñanza que me dieron.

A todas las personas pertenecientes a las comunidades indígenas que proporcionaron voluntariamente sus muestras biológicas para realizar el presente estudio así como las personas que participaron en las colectas de estas muestras.

A las autoridades e instituciones municipales, religiosas y civiles por su amabilidad y apoyo para la toma de muestras y para que los individuos fueran apropiadamente informados sobre el uso de su muestra biológica en este estudio.

Este trabajo contó con el apoyo de CONACyT No. 101791, No. 083541, No. 61305; PAPIIT-IN228306-3; UC-MEXUS 08-003787; UC-MEXUS- CONACyT, convocatoria 2006.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A mis hermanos: Javier, Pável, Laura, Pablo y en especial a Alondra y Esther, quienes me han brindado un sinfín de ocasiones su apoyo y comprensión, por que no me han dejado solo a pesar de las distintas situaciones por las que hemos pasado, sin ustedes me habría perdido en el camino y el que yo llegara a este punto sería imposible; porque me han enseñado y protegido lo suficiente para que lograra siempre seguir adelante.

A la Licenciada en Diseño Gráfico Laura Emilia Hernández Ocádiz, por la colaboración y asesoría en la realización de mapas y figuras, así como revisiones ortográficas, por confiar en mi y apoyarme incondicionalmente en momentos tan complicados, por los momentos de alegría, pero sobretodo por haberse vuelto parte de mi familia.

Al Biólogo Roberto Calderón, por la inconmensurable ayuda en cada momento de la realización de este trabajo hasta el último día, particularmente en la búsqueda de literatura y asesoría en la redacción y corrección ortográfica, por apoyarme en distintos momentos de la carrera, por los momentos de diversión, por su tolerancia y paciencia y sobretodo por la amistad que nos ha unido durante estos años.

A mi eterno amigo Guillermo Urrutia, por su amistad incondicional, por el apoyo en momentos difíciles, por todos los momentos de alegría brindados, por las cientos de “retas” y por haberme elegido como su amigo desde hace ya varios años.

A mis amigos más cercanos de la carrera, César Martínez, Verónica Zúñiga, Elizabeth Romero y Ulises Bautista, por su amistad sincera y por tantos momentos de alegría que pasamos.

A Uriel Rocha, por darme la oportunidad de continuar percibiendo un ingreso desde que empecé la carrera y hasta el final de esta tesis, por tolerarme todos estos años, por los momentos de diversión y alegría, por ser un gran amigo.

ÍNDICE

RESUMEN	1
I. INTRODUCCIÓN	3
1.1. Antropología Molecular	3
1.1.1. <i>Reacción en Cadena de la Polimerasa (PCR)</i>	3
1.1.2. <i>DNA Mitocondrial (mtDNA)</i>	5
1.1.3. <i>Enzimas de Restricción</i>	8
1.1.4. <i>Poblamiento de América y Linajes Fundadores del mtDNA</i>	9
1.1.5. <i>Subdivisión de Linajes Fundadores con Base a Hae III en 16 517 n ...</i>	14
1.1.6. <i>Más Haplogrupos y Clasificaciones</i>	16
1.2. Los Pueblos Indígenas de México	18
1.2.1. <i>Los Indígenas</i>	18
1.2.2. <i>Situación de los Pueblos Indígenas</i>	19
1.3. Lacandones (<i>hach winik</i>)	24
1.3.1. <i>Antecedentes Históricos</i>	24
1.3.2. <i>Hábitat y Distribución</i>	25
1.3.3. <i>Hablantes de Lengua Hach t'aan</i>	27
1.3.4. <i>Organización Política y Social</i>	28
1.3.5. <i>Actividades Económicas</i>	29
1.3.6. <i>Religión</i>	31
1.4. Mayas (<i>maaya wíinik</i>)	33
1.4.1. <i>Antecedentes Históricos</i>	33
1.4.2. <i>Hábitat y Distribución</i>	36
1.4.3. <i>Hablantes de Lengua Maaya t'aan</i>	38
1.4.4. <i>Organización Política y Social</i>	39
1.4.5. <i>Actividades Económicas</i>	40

1.4.6. Religión	41
1.5. Mazahuas (<i>jñatio</i>)	43
1.5.1. Antecedentes Históricos.....	44
1.5.2. Hábitat y Distribución	45
1.5.3. Hablantes de Lengua <i>Jñatjo</i>	48
1.5.4. Organización Política y Social.....	48
1.5.5. Actividades Económicas.....	49
1.5.6. Religión	50
1.6. Otomíes (<i>hñã hñü</i>).....	52
1.6.1. Antecedentes Históricos.....	52
1.6.2. Hábitat y Distribución	55
1.6.3. Hablantes de Lengua <i>Hñähñu</i>	57
1.6.4. Organización Política y Social.....	58
1.6.5. Actividades Económicas.....	59
1.6.6. Religión	61
II. JUSTIFICACIÓN	63
III. OBJETIVOS	64
3.1. Objetivo General.....	64
3.2. Objetivos Particulares	64
IV. METODOLOGÍA.....	65
4.1. Material Biológico	65
4.1.1. Extracción de DNA.....	66
4.2. Amplificación de los Linajes del mtDNA Mediante PCR.....	66
4.3. Análisis Electroforético.....	68
4.4. Análisis de Restricción	69
4.5. Análisis Estadístico de las Frecuencias de los Linajes y Subgrupos del mtDNA en las Poblaciones Estudiadas	70
4.5.1. Prueba Estadística de Ji Cuadrada (X^2).....	71

4.5.2. Análisis de Componentes Principales (ACP).....	71
4.5.3. Análisis de Genética de Poblaciones	72
4.5.4. Comparación de las Frecuencias de Subgrupos del mtDNA en Poblaciones de América	73
V. RESULTADOS	74
5.1. Haplogrupos Fundadores	74
5.1.1. Prueba Estadística de Ji Cuadrada	78
5.1.2. Análisis de Componentes Principales	80
5.1.3. Análisis de Genética de Poblaciones	81
5.2. Subdivisión de Haplogrupos	89
5.2.1. Prueba de Ji Cuadrada entre Los Subgrupos	93
5.2.2. Frecuencias de los Subgrupos en América	93
VI. DISCUSIÓN	96
6.1. Linajes Fundadores	96
6.1.1. Poblaciones de Este Estudio.....	96
6.1.2. Grupos Lingüísticos.....	98
6.1.3. Comparación con Otras Poblaciones Mexicanas.....	98
6.2. Subdivisión de Haplogrupos	105
6.2.1. Subgrupos Como Linajes Fundadores Americanos	106
6.2.2. La Controversia en Torno a la Transición de T a C en 16,519 n.....	108
VII. CONCLUSIONES	110
LITERATURA CITADA.....	113

RESUMEN

En el presente estudio se determinaron las frecuencias génicas de los cuatro linajes o haplogrupos fundadores A, B, C y D del DNA mitocondrial (mtDNA), y de la subdivisión de éstos, A₁, A₂, B₁, B₂, C₁, C₂, D₁ y D₂, en individuos indígenas lacandones del estado de Chiapas, mayas de Yucatán, mazahuas y otomíes del Estado de México. Este trabajo constituye una integración de cuatro estudios previos, en el que se busca aumentar el conocimiento de la estructura poblacional de los grupos indígenas en el país y ayudar a entender el surgimiento del sitio polimórfico 16,519 n, propuesto para subdividir los linajes americanos en subgrupos.

Se tipificaron 66 individuos lacandones de las localidades Lacanjá, Naha, Bethel y Metzabok del estado de Chiapas para los linajes A, B, C y D del mtDNA. Se analizaron 457 individuos indígenas que incluyen 106 lacandones, 130 mayas, 132 mazahuas y 89 otomíes para los subgrupos A₁, A₂, B₁, B₂, C₁, C₂, D₁ y D₂. Los linajes y subgrupos del mtDNA fueron identificados por el método de PCR, análisis de restricción y/o electroforesis. Se reanalizaron los datos de las frecuencias de los linajes del mtDNA de 468 indígenas que incluyen los lacandones tipificados aquí y se compararon estadísticamente por *Ji* cuadrada y *AMOVA*. Se realizó un análisis de componentes principales, dos dendogramas *UPGMA* uno con *Fst* y otro con distancias génicas de Nei (1972) obtenidas con las frecuencias de los linajes del mtDNA de las cuatro poblaciones analizadas y de otras citadas en la literatura.

Las poblaciones estudiadas aquí presentaron los cuatro linajes fundadores del mtDNA; siendo A el más frecuente, excepto en mazahua que presentó el linaje B en mayor frecuencia. Sólo un individuo otomí no perteneció a ninguno de los linajes por lo que se clasificó como "Otro". La prueba de *Ji* cuadrada mostró que

las cuatro poblaciones fueron estadísticamente diferentes entre sí. El *AMOVA* sugiere que existe una diferenciación genética moderada entre y dentro las poblaciones analizadas. En todas las pruebas estadísticas las poblaciones mazahua y otomí del Estado de México no presentaron relación genética por vía materna a pesar de habitar las mismas localidades y pertenecer al mismo grupo lingüístico. Las poblaciones maya y lacandona presentaron cercanía genética, lo que apoya las hipótesis del origen maya yucateco de los lacandones y de continuidad biológica en los grupos mayas de las Tierras Bajas de la Península de Yucatán.

Los subgrupos A_2 , B_1 , C_2 y D_2 fueron los más frecuentes en México y América; A_2 y B_1 presentaron una alta frecuencia en comparación con A_1 y B_2 . La tendencia hacia una mayor frecuencia de uno de los subgrupos en estos linajes es inconsistente con la propuesta de que la transición T a C en 16,519 n, es únicamente un sitio altamente polimórfico en amerindios.

I. INTRODUCCIÓN

1.1. Antropología Molecular

1.1.1. Reacción en Cadena de la Polimerasa (PCR)

La reacción en cadena de la polimerasa es la síntesis enzimática *in vitro* de secuencias específicas de DNA, imitando el proceso *in vivo* de la replicación (Bermingham y Luetlich, 2003). La amplificación por PCR involucra dos *primers* oligonucleótidos, que flanquean el segmento de DNA a ser amplificado (DNA blanco), ciclos de desnaturalización del DNA, alineamiento de los *primers* con sus secuencias complementarias y la extensión (síntesis del DNA) con la DNA polimerasa que añade desoxirribonucleótidos trifosfatados (dNTP's) (Saiki *et al.*, 1985, 1988).

Una vez desnaturalizado el DNA genómico, los *primers* hibridan con su respectiva cadena complementaria de la secuencia blanco, orientados en dirección 5' a 3'. Cuando se tiene la temperatura óptima para la DNA polimerasa, ésta comienza a añadir dNTP's, creando así una nueva cadena, la cual es una nueva plantilla o molde a la que se le unen nuevamente los *primers* y así se duplica la cantidad de DNA de cada segmento (Saiki *et al.*, 1988). Repetidos ciclos de desnaturalización, alineamiento de *primers* y extensión, originan la amplificación exponencial de la secuencia blanco (Saiki *et al.*, 1985), aproximadamente 2^n , donde n es el número de ciclos. Sin embargo, la amplificación exponencial por PCR es un proceso limitado; eventualmente se llega a un nivel de acumulación de producto de PCR que es mayor a la cantidad de enzima presente, capaz de extender el DNA.

Cuando esto ocurre, la eficiencia de la reacción declina y la cantidad de producto de PCR se produce de forma lineal en vez de exponencial (Saiki *et al.*, 1988).

En cada fase del ciclo de amplificación por PCR la temperatura cambia; inicialmente para que la doble hélice de DNA se separe (desnaturalización) la temperatura debe estar en un rango de 92° a 98°C; posteriormente se reduce entre 37 a 55°C para permitir el alineamiento de los *primers*, por último se incrementa entre 60° a 72°C para que la DNA polimerasa realice una óptima polimerización (extensión o elongación). En la práctica, generalmente se utilizan de 20 a 40 ciclos (Bermingham y Luetlich, 2003).

Para obtener una amplificación óptima, se debe considerar que: la cantidad de DNA inespecífico se incrementa con la extensión del número de ciclos y el aumento de unidades de DNA polimerasa. Cuando la temperatura de alineamiento es muy baja es más probable que los oligonucleótidos se apareen a regiones no específicas del DNA blanco que también pueden ser extendidas. Para evitar que se formen dímeros de *primers*, éstos no deben ser complementarios entre sí (Saiki *et al.*, 1988).

En teoría, cualquier fuente de DNA que provea al menos una molécula blanco, puede ser usada como molde para el PCR; esto incluye DNA proveniente de sangre, saliva, distintos tejidos, especímenes forenses, muestras paleontológicas o de colonias de bacterias o placas de fagos creadas en el laboratorio (Bermingham y Luetlich, 2003). Debido a su rapidez, eficiencia y especificidad, el PCR facilita una gran variedad de subsecuentes manipulaciones analíticas (Saiki *et al.*, 1988).

Debido a las ventajas del método, el PCR ha sido utilizado en análisis de variación de secuencias del DNA mitocondrial y nuclear por clonación molecular o secuenciación directa, rearrreglos cromosómicos, para diagnóstico de enfermedades genéticas e infecciosas entre otras (Saiki *et al.*, 1988).

1.1.2. DNA Mitocondrial (mtDNA)

El DNA mitocondrial presenta características que lo hacen sumamente útil en la realización de estudios filogenéticos y evolutivos, como son su tamaño pequeño, una alta tasa de evolución, gran número de copias que posee cada individuo, la presencia de numerosos polimorfismos, e incluso la inserción ancestral de fragmentos de mtDNA en el genoma nuclear (Cann y Wilson, 1983; Cann, Brown y Wilson, 1984; Cann, Stoneking y Wilson, 1987; Pakendorf y Stoneking, 2005).

El mtDNA tiene una tasa de evolución 5 a 10 veces más rápida que la del DNA nuclear (Brown, George y Wilson, 1979), debido a su alta tasa de mutación y a que se hereda exclusivamente por vía materna (Giles *et al.*, 1980), es utilizado para evaluar relaciones evolutivas entre especies y poblaciones que divergieron recientemente (Brown, George y Wilson, 1979).

La secuencia completa del genoma mitocondrial humano fue publicada por Anderson *et al.* (1981), con algunos errores y polimorfismos raros, esta secuencia fue corregida por Andrews *et al.* (1999) y es utilizada como patrón de comparación en los estudios que analizan la variabilidad del genoma humano, por lo que se le ha denominado secuencia estándar (*CSR, Cambridge Sequence Reference*, GenBank NC_012920.1) (Cann y Wilson, 1983; Cann, Stoneking y Wilson, 1987)

En cuanto a su estructura, el mtDNA de los mamíferos es una molécula con forma duplo-helicoidal circular cerrada, cada célula tiene varios cientos de mitocondrias y cada mitocondria contiene entre dos y diez copias de mtDNA, por lo que una sola célula de mamífero contiene de 1,000 a 10,000 moléculas de mtDNA (Bogenhagen y Clayton, 1974).

El genoma mitocondrial humano puede dividirse en: región codificante y región no codificante, presenta una cadena pesada (*H-Heavy strand*) y una cadena ligera (*L-Light strand*). El genoma mitocondrial cuenta con aproximadamente 16,569 pares

de bases (pb), la numeración de las bases comienza de forma arbitraria en el origen de replicación de la cadena pesada (OH), ubicándose la posición 1 en la parte media de la región control (Anderson *et al.*, 1981).

El mtDNA contiene 37 genes, (28 en la cadena pesada [H] y 9 en la cadena ligera [L]) y se pueden agrupar en:

- Genes que codifican para 13 proteínas de la fosforilación oxidativa y cadena respiratoria.
 - 7 proteínas del complejo I – NADH deshidrogenasa (ND1, ND2, ND3, ND4, ND4L, ND5, ND6).
 - 3 proteínas del complejo IV - Citocromo c oxidasa (COI, COII, COIII).
 - 2 del complejo V – ATP sintasa (ATPasa6, ATPasa8).
 - 1 del complejo III - Citocromo b óxido-reductasa.
- Genes que codifican para 22 tRNA de los aminoácidos.
- 2 genes ribosomales (12S y 16S).

El resto del genoma consiste de una mayor región no codificante denominada región control y varios segmentos pequeños no codificantes (Anderson *et al.*, 1981; Cann y Wilson, 1983; Horai y Hayasaka, 1990). La región control, se localiza entre los genes que codifican para los tRNA de prolina y fenilalanina, comprende desde la posición 16,024 hasta la 16,569, seguida de la posición 1 hasta la 576, abarcando un total de 1,121 pb (pares de bases). Contiene el origen de replicación de la cadena pesada (OH), los orígenes de transcripción de ambas cadenas y el asa de desplazamiento conocida como *D-loop* (*Displacement loop*) (Anderson *et al.*, 1981) (figura 1.1).

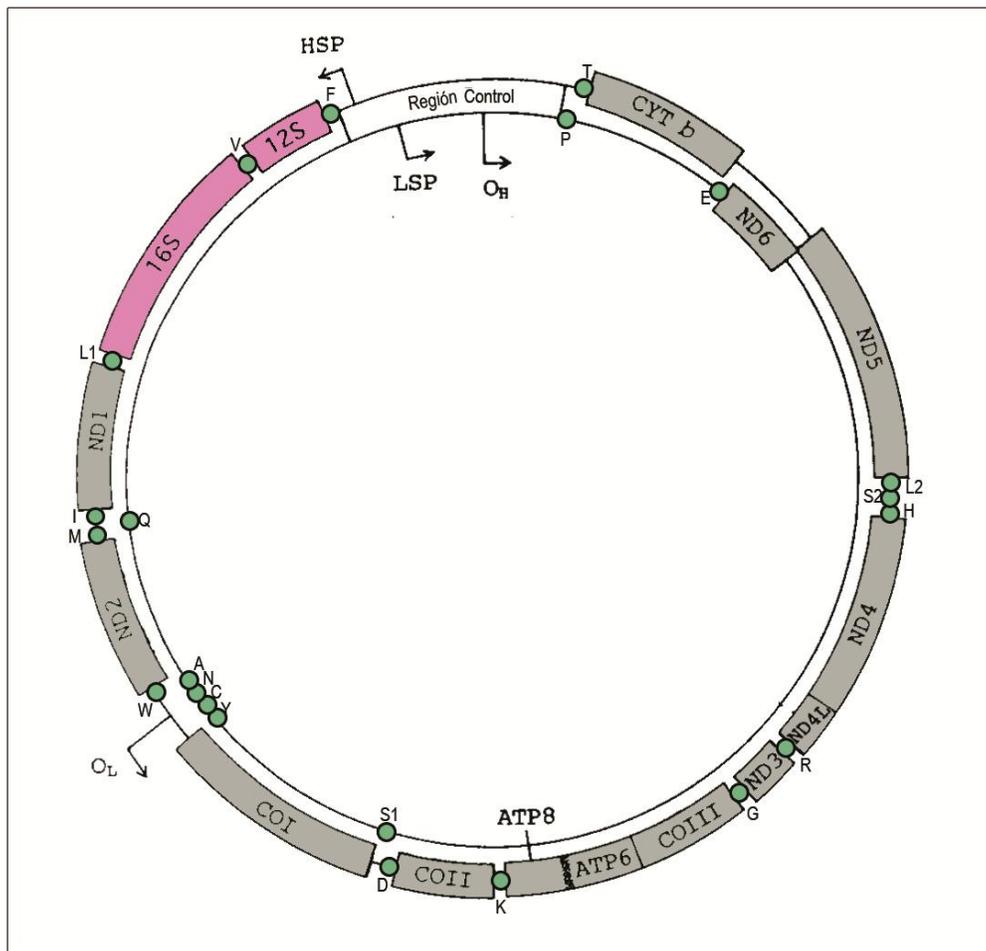


Figura 1.1. Mapa del genoma mitocondrial humano. Se muestran las 13 proteínas de la cadena respiratoria para los que codifica en gris, los 2 RNA ribosomales en rosa (12S y 16S), los 22 genes de tRNA (simbolizados con la letra del código de los aminoácidos) en verde, así como la región control. OH y OL = origen de replicación de la cadena pesada y ligera, respectivamente. HSP y LSP = promotores de transcripción de la cadena pesada y ligera, respectivamente. Modificado de Goto *et al.* (1996).

La relevancia de la región no codificante es que no está expuesta a una presión selectiva, por lo que los cambios producidos por mutaciones al azar son acumulados principalmente por procesos estocásticos, convirtiendo estos segmentos en hipervariables. Esta característica es de particular importancia en estudios filogenéticos, puesto que al comparar grupos de individuos, aumenta la probabilidad de encontrar diferencias entre ellos, y estas diferencias son la base para establecer sus relaciones. Debido a que el mtDNA es haploide y no presenta recombinación, puede ser usado para estimar el tiempo durante el cual ocurrió alguna divergencia molecular, por medio del número promedio de diferencias

nucleotídicas en secuencias por pares, permitiendo utilizar sus cambios evolutivos como reloj biológico (Shields *et al.* 1993; Montiel-Duarte, 2000).

1.1.3. Enzimas de Restricción

Las endonucleasas de restricción cortan el DNA en sitios específicos (sitios de restricción) definidos por secuencias de cuatro, seis, o rara vez más, nucleótidos. Mutaciones en estas secuencias pueden anular un sitio de corte, mientras que otras pueden producir un nuevo sitio de restricción. Los fragmentos resultantes de la restricción del DNA de un individuo se pueden separar y visualizar por medio de electroforesis. A la variación en el tamaño de los fragmentos de restricción en diferentes individuos de una población se le conoce como polimorfismo de la longitud de los fragmentos de restricción (RFLP, del inglés *restriction fragment length polymorphisms*) (Jeffreys, Wilson y Thein, 1985).

Considerando que la tasa de mutación del mtDNA es variable de un sitio a otro, el análisis de restricción ha permitido calcular distintas tasas de divergencia del mtDNA (Ferris *et al.*, 1981; Cann y Wilson, 1983; Cann, Stoneking y Wilson, 1987). Sin embargo éste método tiene limitaciones ya que no detecta las mutaciones que no generan nuevos sitios de restricción o que no modifican los existentes (Montiel-Duarte, 2000).

Con la secuenciación de la región control se encontraron tasas de divergencia nucleotídicas de entre tres a cuatro veces más rápidas que los valores estimados con enzimas de restricción (Horai y Hayasaka, 1990). El problema de la secuenciación es que las tasas de divergencia sólo se refieren a un segmento en particular, así que lo ideal es el estudio comparativo de la secuencia completa del mtDNA que incluya un número considerable de individuos, para obtener la tasa evolutiva de toda la molécula (Montiel-Duarte, 2000).

A pesar de los problemas mencionados el análisis del mtDNA con enzimas de restricción se ha convertido en una gran herramienta para elucidar las relaciones evolutivas entre los grupos humanos (Wallace, Garrison, y Knowler, 1985; Cann, Stoneking y Wilson, 1987). Encontrándose una correlación entre los sitios de restricción del mtDNA y el origen de los individuos (Horai y Hayasaka, 1990).

1.1.4. Poblamiento de América y Linajes Fundadores del mtDNA

Una cuestión que se ha buscado resolver a través del uso de las enzimas de restricción es el poblamiento del continente americano por el *Homo sapiens*, la teoría más aceptada es que los ancestros de los nativos americanos provenían de Eurasia y cruzaron por el estrecho de Bering a través de un puente intercontinental (Beringia) como resultado del descenso del nivel del mar (figura 1.2). Sin embargo, el tiempo exacto, el lugar específico de origen y el número de migraciones no se han podido resolver (Bonatto y Salzano, 1997b; Goebel, Waters y Dikova, 2003). Respecto al número de migraciones se han propuesto una (Merriwether, Rothhammer, y Ferrell, 1995; Merriwether y Ferrell 1996; Forster *et al.*, 1996; Bonatto y Salzano, 1997a, 1997b; Stone y Stoneking, 1998), dos (Torroni *et al.*, 1993a,b), tres (Greenberg *et al.*, 1986) y hasta cuatro (Horai *et al.*, 1993). Respecto al tiempo de colonización se propone de 16,750 a 33,500 años, (Torroni *et al.*, 1993b), 14,000 a 21,000 años (Horai *et al.*, 1993), $20,180 \pm 1,000$ años, (Forster *et al.*, 1996), 12,000 a 17,000 años o 23,000 a 36,000 años (Brown *et al.*, 1998), 23,000 a 37,000 años (Stone y Stoneking, 1998).

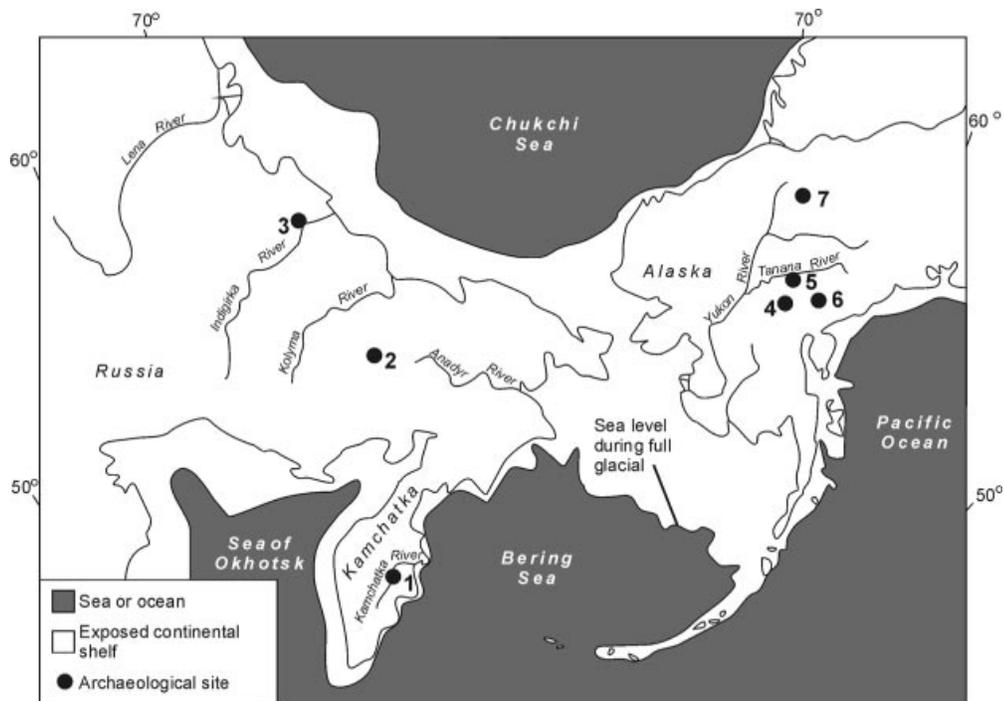


Figura 1.2. Mapa de Beringia. Se observa el puente terrestre en el Estrecho de Bering durante la última glaciación. Tomado de Goebel, Waters y Dikova (2003).

Con base en los análisis de restricción para identificar haplogrupos fundadores del mtDNA y de relaciones filogenéticas de las secuencias del mtDNA (haplotipos) en nativos americanos se ha propuesto que existen cuatro linajes de mtDNA bien definidos, denominados haplogrupos A, B, C, y D (Torroni *et al.*, 1992) (figura 2.1), todos ellos han sido observados en muy baja frecuencia en asiáticos (Cann, Stoneking y Wilson, 1987; Harihara *et al.*, 1988; Stoneking, *et al.*, 1990; Ballinger *et al.*, 1992). La presencia de estos cuatro haplogrupos en poblaciones de Norte, Centro y Sudamérica implica su presencia en la migración original (Torroni *et al.*, 1993b).

Aunque puede hallarse correspondencia de haplogrupos en varias poblaciones asiáticas, solo los haplotipos fundadores de América son compartidos entre los dos continentes, confirmando que el continente americano fue poblado por un limitado número de mujeres provenientes de Asia (Wallace, Garrison y Knowler, 1985; Eshleman, Malhi y Smith, 2003).

El linaje A se define por la transición de A por G en el nucleótido 663, que genera un sitio de corte para la enzima *Hae III* en la posición 663 n del mtDNA de acuerdo con CSR (Cann, Stoneking y Wilson, 1987; Ballinger *et al.*, 1992).

El haplogrupo B está definido por la delección de una de las dos copias de nueve pares de bases repetidas en tándem (CCCCCTCTA) en la posición 8,272 a 8,280 n (primera copia) y 8,281 a 8,289 n (segunda copia), en la región intergénica entre la subunidad II de la citocromo oxidasa y el tRNA de lisina, dentro de la denominada región V (Cann y Wilson, 1983; Wrischnik *et al.*, 1987; Schurr *et al.*, 1990). Análisis de la región V en cinco especies de hominoideos, sustentan la hipótesis de que las dos copias de la secuencia de 9 pb se hallaban originalmente en el linaje humano y que la pérdida de una de las dos copias ocurrió en el ancestro común de grupos asiáticos y americanos (Horai *et al.*, 1992, 1993). Cabe destacar que la delección de 9 pb ha ocurrido más de una vez en la historia de la humanidad (Ballinger *et al.*, 1992; Torroni *et al.*, 1993a, b).

El haplogrupo C está caracterizado por una transición de A por G en la posición 13,263 n, la cual simultáneamente elimina un sitio de corte para *Hinc II* en la posición 13,259 n y crea un sitio de corte para *Alu I* en 13,262 n (Schurr *et al.*, 1990). Esta mutación se ha encontrado siempre en asociación con la ganancia de un sitio de corte para *Dde I* en 10,394 n y otro para *Alu I* en 10,397 n (Torroni *et al.*, 1992; 1993a, b).

El linaje D se define por una transversión de C por A en el nucleótido 5,178 que produce la pérdida de un sitio de corte para *Alu I* en 5,176 n y esta mutación frecuentemente se asocia con la ganancia de un sitio de corte para *Dde I* en 10,394 n y otro para *Alu I* en 10,397 n (Ballinger *et al.*, 1992; Torroni *et al.*, 1992).

El haplogrupo X está definido por la transición de C a T en 16,223 n y 16,278 n en la región control, la pérdida del sitio de corte para *Dde I* en 1,715 n, la ganancia de los sitios de corte para *Acc I* en 14,465 n y para *Hae III* en 16,517 n. Este

haplogrupo se encuentra en nativos americanos y europeos (Brown *et al.*, 1998). Sin embargo la transición de G por A en 16,213 n, define un subclado específico de nativos americanos (Malhi *et al.*, 2002). En la figura 1.3 se muestran los sitios de corte y la delección de 9 pb que caracterizan a los linajes fundadores americanos (Torrioni *et al.*, 1992) así como la subdivisión de dichos linajes (subgrupos) (Bailliet *et al.*, 1994).

Los haplogrupos A, B, C y D presentan por lo menos dos sitios polimórficos en la región control.

El haplogrupo A se caracteriza por un residuo de T (C a T) en 16,290 n y un residuo de A (G por A) en 16,319 n. El haplogrupo B usualmente muestra dos residuos de C en 16,189 n y 16,217 n (T a C). La secuencia del haplogrupo C está caracterizada por un residuo de C (T a C) en 16,298 n y un residuo de T (C a T) en 16,327 n. La secuencia del haplogrupo D presenta una T en 16,223 n, también encontrada en las secuencias de los haplogrupos A y C, así como una C en 16,362 n, común con las secuencias del haplogrupo A, sin embargo presenta un residuo de C en 16,325 n, también característica del haplogrupo C, no obstante en el haplogrupo D no se presenta el residuo de T en 16,327 n (Horai *et al.*, 1993; Torrioni *et al.*, 1993a, b; Bailliet *et al.*, 1994; Stone y Stoneking, 1998; Kivisild *et al.*, 2002; Bandelt *et al.*, 2003; Achilli *et al.*, 2008).

Los errores debidos a la mala tipificación o a las reversiones en las mutaciones características de haplotipos que originan una no concordancia entre los sitios de ganancia o pérdida de un sitio de restricción y las mutaciones en la región control, hacen evidente que la asignación de haplogrupos no deba ser basada únicamente en el análisis de restricción o de secuencias en la región control, sino que requiere la confirmación por ambos métodos (Smith *et al.*, 1999; Solórzano-Navarro, 2006). Cada haplogrupo puede ser dividido en subclados basados en RFLP's adicionales o en mutaciones específicas de la región control (Bailliet *et al.*, 1994; Kivisild *et al.*, 2002; Bandelt *et al.*, 2003; Eshleman, Malhi y Smith, 2003; Achilli *et al.*, 2008).

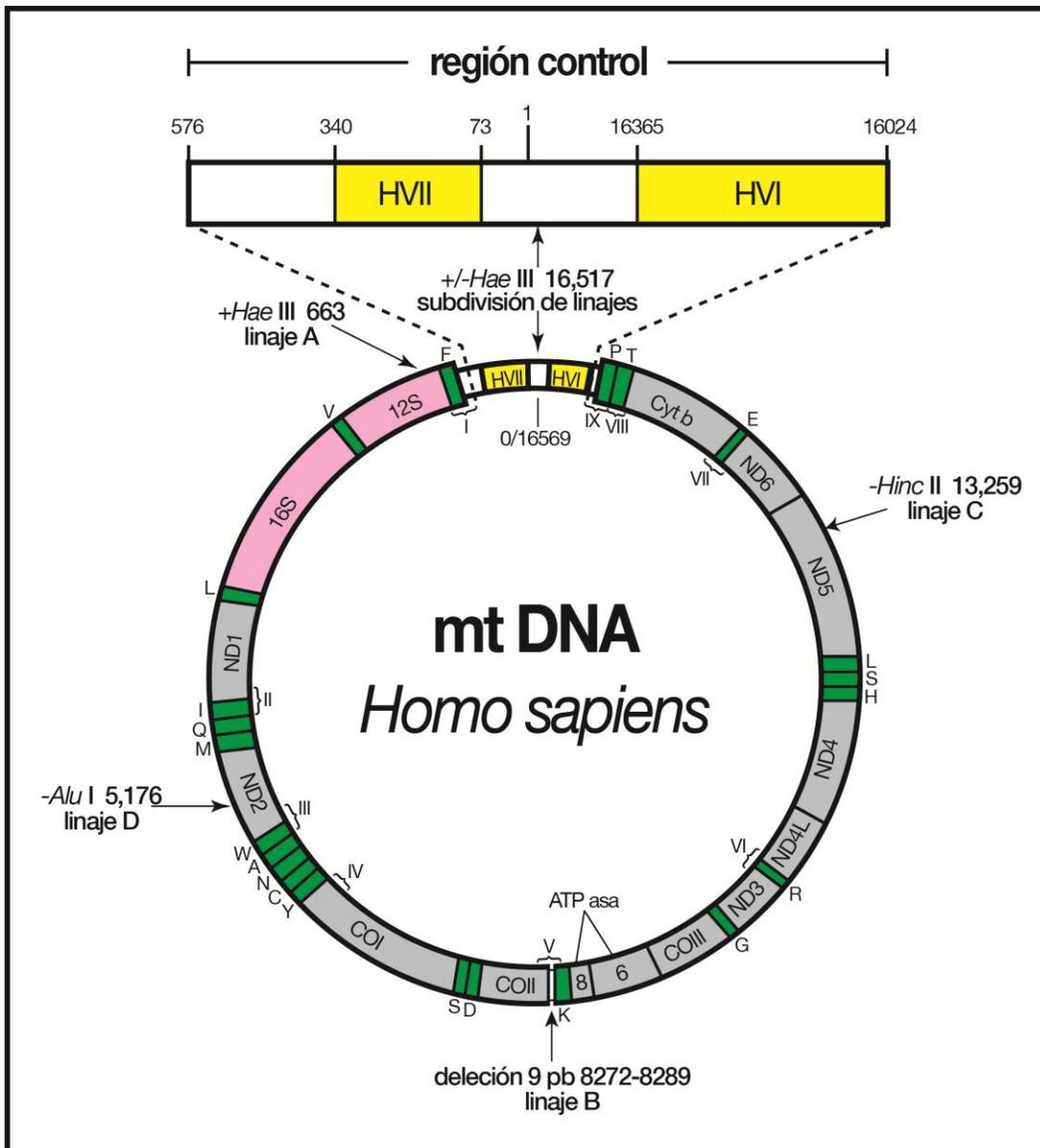


Figura 1.3. Ubicación de los marcadores de los linajes fundadores en el genoma mitocondrial. Se observan la ubicación de la deleción de 9 pb y los sitios de corte que caracterizan a los linajes fundadores americanos así como el sitio de corte que clasifica a los subgrupos, también se muestran las enzimas que reconocen los sitios. Con números romanos las 9 regiones polimórficas (Cann y Wilson, 1983). Modificado de National Forensic Science Technology Center (s.f.).*

La distribución de las frecuencias de haplogrupos mitocondriales entre las tribus nativas americanas no es homogénea (Lorenz y Smith, 1996). Los haplogrupos mitocondriales en el continente americano presentan una distribución de

tendencias opuestas para A y B (Merriwether, Rothhammer y Ferrell, 1995). El haplogrupo A decrece en frecuencia hacia el sur, mientras el haplogrupo B parece estar confinado al área central del continente. En contraste, los haplogrupos C y D muestran una marcada tendencia de altas frecuencias hacia el sur (Merriwether, Rothhammer y Ferrell, 1995; Lalueza *et al.*, 1997).

Para que un haplotipo sea considerado fundador en amerindios debe reunir tres criterios. Primero el haplotipo debe estar ampliamente distribuido en los amerindios y debe ser compartido entre las poblaciones. Segundo, el haplotipo debe ser el nodo central de su haplogrupo en los árboles de análisis filogenéticos. Tercero debe encontrarse también en poblaciones asiáticas (Torroni *et al.*, 1993a).

1.1.5. Subdivisión de Linajes Fundadores con Base a *Hae III* en 16 517 n

Existe un sitio altamente polimórfico, que implica una transición de T a C en 16,519 n, que genera un sitio de corte para *Hae III* en 16,517 n, cerca del origen de replicación de la cadena pesada (figura 1.2). Dicho polimorfismo fue hallado en haplotipos pertenecientes a los cuatro linajes fundadores. Este polimorfismo probablemente se debe a mutaciones paralelas ya que se localiza en una región altamente variable (Horai *et al.*, 1993; Torroni *et al.*, 1993a, 1993b). Bailliet *et al.* (1994) definen A₁, C₁ y D₁ como los subgrupos de haplotipos que presentan la ganancia de un sitio de corte en *Hae III* en 16,517 n, y denominan A₂, C₂ y D₂ a los subgrupos que no presentan dicho sitio de corte.

En estudios realizados por Ballinger *et al.* (1992) y Torroni *et al.* (1993a, b) basados en la distribución de frecuencias de los haplotipos del mtDNA en América (AM) y su relación filogenética con asiáticos (AS) y siberianos (S), indican que los haplotipos AM1/AS56, AM13/AS54, S26/AM43/AS65, y S13/AM88/AS25 fueron los haplotipos fundadores de todos los actuales haplotipos mitocondriales amerindios. Esos haplotipos contienen los sitios de corte que definen a los subgrupos A₂, B₁,

C₁ y D₂ respectivamente de los linajes propuestos por Bailliet *et al.* (1994). Para explicar el surgimiento de los restantes subgrupos Torroni *et al.* asumen que A₁ y D₁ son resultado de mutaciones puntuales en 16,519 n y respecto a C₂, es producto de una pérdida del mismo sitio de corte con una reversión al estado original.

Por otro lado la combinación de los subgrupos A₁, C₂ y D₁ representó el 30% del grupo total de amerindios analizados por Bailliet *et al.* (1994). Los autores consideran que el surgimiento de estos haplotipos como producto de substituciones nucleotídicas paralelas es improbable, por lo que se propone que A₁, A₂, B₁, B₂, C₁, C₂, D₁ y D₂ son linajes fundadores americanos (Bailliet *et al.*, 1994; Bianchi y Rothhammer, 1995; Merriwether, Rothhammer y Ferrell, 1995; Merriwether y Ferrell, 1996)

Otros investigadores (Forster *et al.*, 1996) consideran que la transición en 16,519 n es un sitio que está en una posición extremadamente variable y puede surgir fácilmente en distintas poblaciones de forma independiente, originando así linajes fundadores erróneos, por lo que consideran cuestionable filogenéticamente la decisión de Bailliet *et al.* (1994), Bianchi y Rothhammer, (1995) de identificar haplotipos fundadores respecto al sitio de corte *Hae III* 16,517 n, y no recomiendan el uso de sus haplogrupos o su nomenclatura. A partir de estas observaciones el sitio 16,519 n es considerado un sitio altamente polimórfico que pudo haber experimentado numerosas transiciones seguidas por reversiones (Smith *et al.*, 1999) y debido a ello algunos autores han propuesto excluirlo de los análisis de haplogrupos mitocondriales (Brown *et al.*, 1998; Stone y Stoneking, 1998).

1.1.6. Más Haplogrupos y Clasificaciones

Forster *et al.* (1996) postularon seis haplogrupos fundadores de América basados en los sitios polimórficos en la región hipervariable uno: A1 (16,223, 16,290, 16,319, 16,362), A2 (16,111, 16,223, 16,290, 16,319, 16,362), B (16,189, 16,217), C (16,223, 16,298, 16,325, 16,327), D1 (16,223, 16,325, 16,362) y X (16,223, 16,278), esta clasificación se ha ampliado en los trabajos de Kivisild *et al.* (2002) y Achilli *et al.* (2008). Cabe destacar que las subdivisiones de los linajes A y D no se basan en el mismo marcador de Bailliet *et al.* (1994), además el linaje X sólo era clasificado con base en la pérdida del sitio de corte para *Dde I* en 1,715 n, la ausencia de los polimorfismos característicos de los otros cuatro fundadores y la presencia de los sitios polimórficos de la región hipervariable mencionados.

Merriwether y Ferrell (1996) propusieron haplogrupos adicionales, con base en la ausencia de uno de los cuatro marcadores característicos de los linajes fundadores indicados por Torroni *et al.* (1992) y la presencia o ausencia del sitio de corte en *Hae III* 16,517 n (llamados arbitrariamente X6 y X7 respectivamente). Sin embargo estos linajes no poseen la mutación en 16,278 n, característica del quinto haplogrupo denominado X, por lo que no corresponden a una subdivisión de dicho linaje. Análisis filogenéticos muestran una cercana relación entre los linajes X6 y X7 y los haplogrupos C y D, por lo que basándose solamente en la diferencia de un sitio de corte (*Hae III* 16,517 n) es más probable que X6 y X7 hayan derivado de los linajes C y D (Stone y Stoneking, 1998).

Recientemente se ha propuesto que las frecuencias de los haplogrupos no está correlacionada con la clasificación lingüística en nativos americanos (Sandoval *et al.*, 2009; Kemp *et al.*, 2010). La presencia de sitios polimórficos compartidos entre grupos humanos probablemente se debe a que son polimorfismos más antiguos que la divergencia de tales grupos o a mutaciones paralelas que ocurrieron en diferentes linajes (Horai *et al.*, 1993).

No obstante los sitios polimórficos compartidos por dos grupos humanos pueden indicar sus cercanas afinidades genéticas (Horai *et al.*, 1993). Algunos haplogrupos comparten más de un haplotipo con Asia y no es claro si su divergencia y diferenciación ocurrió en Asia o en América. Esto ha hecho problemático el uso de la diversidad del mtDNA para estimar el tiempo de colonización, el tamaño y la fuente de la población ancestral, así como el número de oleadas migratorias (Eshleman, Malhi y Smith, 2003).

Debido a las discrepancias mencionadas se evidenció la necesidad de una mayor investigación para entender los mecanismos mutacionales que actúan sobre el mtDNA, específicamente en el caso del sitio polimórfico 16,519 n, el cual está generalmente presente con el haplogrupo B en amerindios, y en el haplogrupo T en caucásicos, al igual que en el haplogrupo X en ambos (Forster *et al.*, 1997).

1.2. Los Pueblos Indígenas de México

1.2.1. *Los Indígenas*

Generalmente, concebimos a los indígenas como una “minoría” que se distingue con claridad de los mestizos, quienes supuestamente constituyen la “mayoría” de los mexicanos. Esta concepción coloca a los indígenas en una posición subordinada, pues los define no en función de sí mismos, sino de sus diferencias con los demás mexicanos. No obstante, en México no existe una mayoría mestiza y una minoría indígena, sino muchos grupos con culturas y formas de vida diferentes, algunos indígenas y otros no indígenas (Navarrete-Linares, 2008).

Desde el primer censo de población, realizado en 1895, se ha registrado información sobre la lengua indígena. En los cuatro primeros censos la pregunta se formulaba para toda la población; a partir de 1930, se dirige a las personas de 5 y más años, considerando que para entonces la persona ya definió sus rasgos lingüísticos. El XII Censo de Población y Vivienda, 2000 registró que 6 044,547 personas de 5 y más años de edad hablan alguna lengua indígena y éstas representan 7.1% de la población de 5 y más años del país (INEGI, 2004). Sin embargo, si se considera a todos los integrantes de familias en las que al menos el jefe de familia y/o cónyuge hablan alguna lengua indígena; en México 9 533,126 personas hablan alguna lengua indígena (INEGI, 2005).

Desde el punto de vista antropológico, los principales rasgos culturales portadores de la identidad de los grupos indígenas son: la lengua, la residencia, el linaje, la historia, la tradición, la religión, la autoridad y la vida cotidiana, e implican un sentido de pertenencia a un grupo que tiene un origen, una concepción particular del mundo y costumbres en común (Máynez y Reinoso, 2009).

La Constitución Política de los Estados Unidos Mexicanos no menciona explícitamente que los indígenas sean identificados por el idioma que hablan, sin embargo, durante décadas ése ha sido el principal criterio empleado en los censos y otras estadísticas gubernamentales para definir quiénes son indígenas en nuestro país (Navarrete-Linares, 2008). El XII Censo General de Población y Vivienda 2000 registró 85 lenguas indígenas, algunas de las cuales pueden agruparse por su afinidad y son indicativas de cada grupo lingüístico. De las 85 lenguas registradas, 25 se agrupan como minoritarias; quedando 60 lenguas indígenas principales (INEGI, 2004) agrupadas en 10 troncos lingüísticos (Ortiz-Álvarez, 2005) (tabla 1.1).

1.2.2. Situación de los Pueblos Indígenas

La migración ha propiciado la concentración de las poblaciones indígenas en localidades urbanas, principalmente en el Distrito Federal. En varios pueblos indígenas la mujer permanece en el hogar mientras el hombre se encarga de buscar el sustento, generalmente se emplean como peones agrícolas o como albañiles u obreros en los grandes centros urbanos, lo que los obliga a comunicarse con la sociedad que usa el español, en ocasiones comienzan a abandonar su lengua nativa por temor a la discriminación (Instituto Nacional Indigenista, 1982; INEGI, 2004).

El desplazamiento lingüístico es un hecho preocupante, los contextos comunicativos de las lenguas indígenas son cada vez más reducidos y su empleo se da, casi únicamente por ancianos; la generación adulta bilingüe, hace uso preferentemente del español y no enseñan el idioma nativo a sus hijos (Máynez y Reinoso, 2009).

Tabla 1.1. Clasificación de las lenguas indígenas de México.

TRONCO LINGÜÍSTICO	SUBTRONCO	RAMA	GRUPO	LENGUA
HUAVE	Huave			Huave
MAYA ¹	Huasteco			Huasteco Chicomucelteco ²
	Yucateco			Yucateco Lacandón
	Gran Tzeltal		Cholano	Chol Chontal de Tabasco
			Tzeltalano	Tzeltal Tzotzil
	Gran Kanjobal	Chuj	Chuj	Chuj Tojolabal
		Kanjobal	Kanjobal	Kanjobal Jacalteco Acateco
		Cotoque	Mototzintleco Tuzanteco	Mototzintleco Tuzanteco
Gran Mam	Mam	Mam	Mam	
MIXE-ZOQUE	Zoque			Zoque de Chiapas Zoque de Oaxaca Popoluc de la sierra de Veracruz Popoluc Texistepec
	Mixe			Mixe de Oaxaca Popoluc
	Tapachulteco ²			
OTOMANGUE	Otopame	Pameanas		Pame del norte Pame del sur Chichimeco Jonaz
		Otomianas	Otomí-Mazahua	Lenguas otomíes Mazahua
			Matlatzinca-Ocuilteco	Matlatzinca Ocuilteco
	Popolocano	Popoloca-Ixcateco		Lenguas popolocas Chocho Ixcateco
		Mazateco		Lenguas mazatecas
	Subtiaba ² -Tlapaneco			Tlapaneco
	Amuzgo			Amuzgo de Guerrero
	Mixteco			Amuzgo de Oaxaca
	Cuicateco			Cuicateco
	Trique			Trique de Copala Trique de Chuchahuaxtla
	Chatino-Zapoteco			Lenguas chatinas Lenguas zapotecas
	Chinanteco			Lenguas chinantecas
	Chiapaneco-Mangue			Chiapaneco Mangue ²

TRONCO LINGÜÍSTICO	SUBTRONCO	RAMA	GRUPO	LENGUA
TARASCO ²				Tarasco
TEQUISTLATECO-JICAQUE	Tequistlateco-Jicaque ²			Chontal de la costa Chontal de la sierra
TOTONACO-TEPEHUA	Totonaco			Lenguas totonacas
	Tepehua			Lenguas tepehuas
YUMA-SERI	Yuma			Paipai Kiliwa Cochimí Cucapá
	Seri			Seri
YUTO-AZTECA	Pimico			Pápago Pima bajo Tepehuan del norte Tepehuan del sur
	Taracaihítico		Tarahumara-Guarijío	Lenguas tarahumaras Guarijío Cahita Mayo Yaqui
	Corachol			Cora Huichol
	Nahua			Lenguas nahuas
ALGOQUINO				Kikapú ²

Tomado de Ortíz-Álvarez (2005).

¹Algunas lenguas son habladas en Guatemala, Belice y Honduras.

²Lenguas extintas.

El término *indígena* (del latín *indigēna*), significa “originario de un país” en su acepción más básica, tiene también diversos significados culturales, económicos y políticos. Éste es el término que se emplea oficialmente en las leyes e instituciones de nuestro país y no tiene la carga despectiva que, en ciertos círculos se asocia al término *indio*, el cual fue dado a los habitantes nativos americanos, por los conquistadores españoles. La palabra *indio* se ha convertido en sinónimo de “atrasado”, “ignorante” e incluso “tonto” y se utiliza como insulto. Adicionalmente, los indígenas son discriminados porque hablan o visten de manera distinta a los mestizos, incluso sólo por sus rasgos físicos característicos. Estas actitudes racistas afectan seriamente a hombres, mujeres y niños indígenas, pues muchas veces les impiden el acceso a servicios, trabajos y oportunidades de mejoramiento que sí están disponibles para otros mexicanos (Navarrete-Linares, 2008).

Aunado a esto, instituciones públicas, empresas y personas privadas han buscado explotar los recursos naturales de los territorios indígenas para su propio enriquecimiento. Estos grupos han llegado a ver a los indígenas como obstáculo para el desarrollo del país, justificando el despojo de sus tierras y riquezas. Por ello, el principal problema de los pueblos indígenas actualmente es la defensa de sus tierras. Un claro ejemplo de las diferencias que se han hecho y han afectado a los indígenas, son las obras realizadas por instituciones de gobierno (PEMEX, CFE, CONAGUA), que se efectúan para el beneficio de otros sectores de la sociedad, despojando a los indígenas de sus tierras o deteriorando el medio ambiente de sus localidades (Navarrete-Linares, 2008).

Aun cuando en 1992 se reformó el artículo cuarto de la Constitución Mexicana, reconociendo que *“La nación mexicana tiene una composición pluricultural sustentada originalmente en sus pueblos indígenas, que la ley protegerá y promoverá el desarrollo de sus lenguas, culturas, usos, costumbres, recursos y formas específicas de organización social, además que garantizará a sus integrantes el efectivo acceso a la jurisdicción del Estado”*. La ineficiencia de nuestro sistema de justicia se ve reflejada en los abusos, discriminación y negación del servicio de que son objeto frecuentemente los indígenas. Empezando porque en la mayoría de las ocasiones no cuentan con un traductor ante las autoridades (Máynez y Reinoso, 2009).

Las mujeres indígenas son las más oprimidas, el hecho de que sean definidas genérica y corporativamente como “indias” sintetiza su opresión: su etnicidad diversa es subsumida en su definición política como minoría, por ser mujeres, por ser indígenas y por pertenecer a un estrato pobre. Esta triple opresión que como indígenas viven se expresa de diversas formas según la región donde se ubican cada uno de los grupos indígenas del país (Máynez y Reinoso, 2009).

Todo esto ha conformado un régimen caracterizado por una fecundidad temprana y elevada; intervalos cortos entre nacimientos, y un perfil epidemiológico. Éste

último tiene como rasgos principales: a) una elevada mortalidad infantil b) patrones de morbilidad en los que predominan la desnutrición, las infecciones bacterianas y parasitarias. La población indígena se encuentra distribuida en localidades fundamentalmente rurales, en zonas clasificadas de alta marginación y en zonas de expulsión (Questa y Utrilla, 2006).

Incluso hay quienes consideran que la causa principal de las carencias económicas y sociales de los pueblos indígenas es porque son tradicionalistas y por ello contrarias al progreso y la modernidad. Culpar a los propios indígenas de su marginación es inexacto e injusto, pues significa negar o restar importancia a las formas de racismo, explotación y discriminación que han padecido los indígenas durante los últimos cinco siglos (Navarrete-Linares, 2008).

En ocasiones, cuando pensamos en los indígenas, recordamos con orgullo a “nuestros antepasados”, los pueblos prehispánicos, y sus gloriosas civilizaciones, sus pirámides y sus monumentos. Desde pequeños los mexicanos aprendimos que somos descendientes de esos pueblos y por ende, herederos de sus glorias culturales. Sin embargo, el respeto y admiración que sentimos por los indígenas del pasado no siempre se extiende a los contemporáneos (Navarrete-Linares, 2008). Mientras los indígenas prehispánicos son considerados una casta de semi-héroes, los actuales se han convertido, en la visión de algunos, en meros vestigios decadentes de un esplendoroso pasado (Ruz, 2006).

No obstante, los indígenas de México se han adaptado a las diferentes circunstancias del régimen colonial, lo que les permitió reinventar sus culturas. En esta reinvención se perdió mucho de lo que existía, pero también se ganaron cosas nuevas. El resultado son las culturas indígenas que conocemos en la actualidad. Mientras mejor conozcamos las formas de vida de los pueblos indígenas de México, seremos capaces de cuestionar las visiones prejuiciosas, aprenderemos a respetarlos y a tratarlos realmente como conciudadanos y compatriotas (Navarrete-Linares, 2008).

1.3. Lacandones (*hach winik*)

Los lacandones conforman al grupo indígena más aislado de la civilización moderna, por ello han conservado su lengua y gran parte de sus características socioculturales (Instituto Nacional Indigenista, 1982; Hernández-Albertos, 2000).

El término “lacandón” no tiene significado en la lengua maya; dicho término es de origen *choltí* (lengua chol), y es una deformación de la palabra *lacam-tun*, que en *choltí* significa “gran peñón” o “piedra erecta”, por lo que más bien, es un referente geográfico que denominaba a una pequeña isla rocosa situada en la laguna de Miramar, en el extremo sur de la selva. La población *chol* que habitó esta isla recibió el nombre de los españoles y los lacandones actuales lo heredaron (Trench, 2005; Villa-Rojas, 1985).

Los miembros del grupo indígena que actualmente es conocido como lacandón se autodenominan *hach winik*, que significa “gente verdadera” (Trench, 2005; Aguirre-Lara, 2007). Ellos se subdividen en los del norte y los del sur.

1.3.1. Antecedentes Históricos

El origen de los actuales lacandones ha sido muy debatido, ya que la información histórica al respecto es confusa (González-Oliver *et al.*, 2011), la versión más aceptada es que los del sur son descendientes de mayas de habla yucateca que, durante la época colonial, se refugiaron en la región guatemalteca conocida actualmente como El Petén. En 1697, éstos cruzaron el río Usumacinta para establecerse en lo que ahora se conoce como la selva lacandona (Trench, 2005).

En cambio el origen de los lacandones del norte es más complejo, ya que involucra una posible mezcla de choles y quejaches. Los datos se remontan a 1554, cuando Fray Pedro Lorenzo llevó a cabo labor de catequización en la región lacandona, desplazando a sus habitantes a lugares como Ocosingo, Bachajón, Tila, Tumbalá y Palenque; originando a las poblaciones choles que actualmente ocupan el norte de Chiapas. La zona quedó prácticamente despoblada, sin otro reducto de importancia que el de la isla de *lacam-tun*. En 1586 el capitán Juan de Morales Villavicencio y su ejército destruyeron todo en la isla. Los pobladores la abandonaron y se dispersaron al monte. Desde entonces ven a la isla como lugar maldito y con temor (Villa-Rojas, 1985).

Hacia fines del siglo XVI o principios del XVII, los quejaches de origen yucateco se asentaron en la región de Nohá. Pese a ser poco numerosos, lograron sobrepasar y gradualmente, absorber a la decreciente población chol. En 1645, Don Diego de Vera Ordóñez de Villaquirán trató de fundar en Nohá el "Reino Próspero", pero nunca logró derrotar a los nativos, quedando los habitantes libres y apegados a sus viejas costumbres (Villa-Rojas, 1985).

1.3.2. Hábitat y Distribución

La selva lacandona abarca un área de 662,000 hectáreas (Instituto Nacional Indigenista, 1982), se localiza en la región este-noreste del estado de Chiapas, en el municipio de Ocosingo. Sus límites son: al oriente, los ríos Usumacinta y Salinas; al sur, la frontera internacional con Guatemala; al norte, la vía férrea del sureste; al noroeste, la carretera Ocosingo-Palenque, y al suroeste, la costa altitudinal de 1,200 m.s.n.m.*, que corre aproximadamente de Ocosingo a Altamirano, Las Margaritas y las lagunas de Montebello (Eroza-Solana, 2006).

Hasta mediados del siglo pasado, los lacandones se encontraban dispersos por la selva en asentamientos familiares o *caribales* (rancherías de no más de tres o

*metros sobre el nivel del mar

cuatro hogares), con nula organización política más allá de la familia extendida. Actualmente la mayoría de los lacandones se encuentran concentrados en cuatro centros de población en el municipio de Ocosingo en el estado de Chiapas: Naha y Metzabok al noreste, Lacanjá Chansayab y Bethel, al sureste (Trench, 2005; González-Oliver *et al.*, 2011). En la figura 1.4 se observa la ubicación de estas comunidades en el estado de Chiapas.

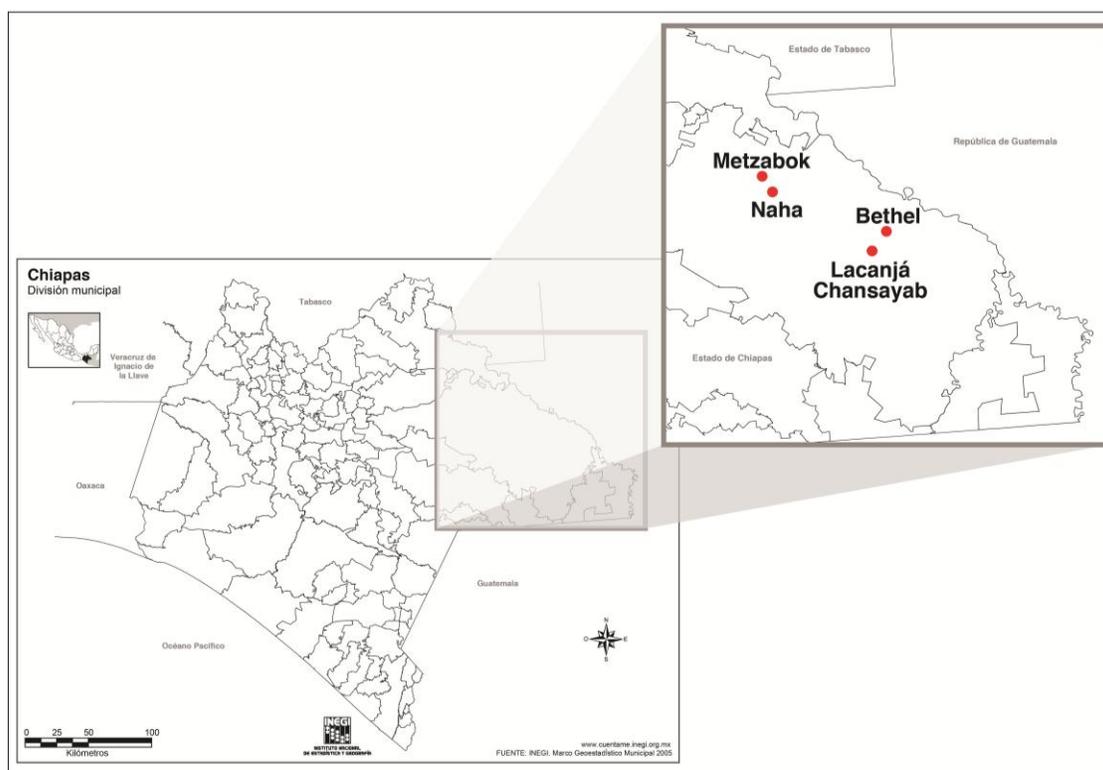


Figura 1.4. Ubicación de las principales comunidades lacandonas en el municipio de Ocosingo, Chiapas. Fuente: COPLAMAR (1978).

El clima predominante es cálido-húmedo (de 23 a 27°C). Lluvea todo el año, excepto en los meses de marzo y abril, en los que el ritmo de precipitación pluvial disminuye de manera parcial (Eroza-Solana, 2006). Los ríos que rodean a la región son Santo Domingo, Jatate, Lacantún, Choncoljá y Usumacinta (Instituto Nacional Indigenista, 1982). Existe también una profusa cantidad de estanques y lagunas que conforman pequeñas depresiones cuyo nivel varía de acuerdo con el

volumen de precipitación pluvial registrado a lo largo del año. La estructura del área está compuesta de rocas sedimentarias, asentadas durante el período Cretácico; esto hace relativamente impermeable el subsuelo, lo que favorece que la superficie sea fluida y que el suelo se erosione con facilidad (Eroza-Solana, 2006).

La altitud varía desde 900 m hasta unos cuantos m.s.n.m. La vegetación característica es bosque tropical en el norte y selva baja en el sur, que proporciona al área árboles de gran tamaño (como cedro y caoba) y diversos tipos de palma. En las zonas más altas se erigen bosques de pinos y coníferas (Eroza-Solana, 2006).

1.3.3. *Hablantes de Lengua Hach t'aan*

Los lacandones pertenecen al tronco lingüístico Maya (Hernández-Albertos, 2000). En la figura 1.5 se observa la ubicación geográfica de las variantes lingüísticas mayas.

Los *hach winik* son hablantes de una variante del maya yucateco que ellos denominan *hach t'an* o *jach-t'aan*, lo cual puede ser traducido como “lengua verdadera”. Existen ligeras variantes lingüísticas entre los grupos norte y sur (Eroza-Solana, 2006).

Recientemente la población ha disminuido debido a enfermedades, crímenes y a baja fecundidad (Villa-Rojas, 1985). El número de hablantes de maya lacandón no alcanza la cifra de 1,000 (Eroza-Solana, 2006). Navarrete-Linares (2008) indica con base en datos del INEGI, de acuerdo con el XII Censo de General de Población y Vivienda del año 2000, que en México existen 896 hablantes de la lengua *hach t'an*. Boege (2008) señala que hay 809 *hach winik* con base en datos

del INALI en 2007. Sin embargo es difícil precisar el número exacto de individuos que conforman la población (Aguirre-Lara, 2007).

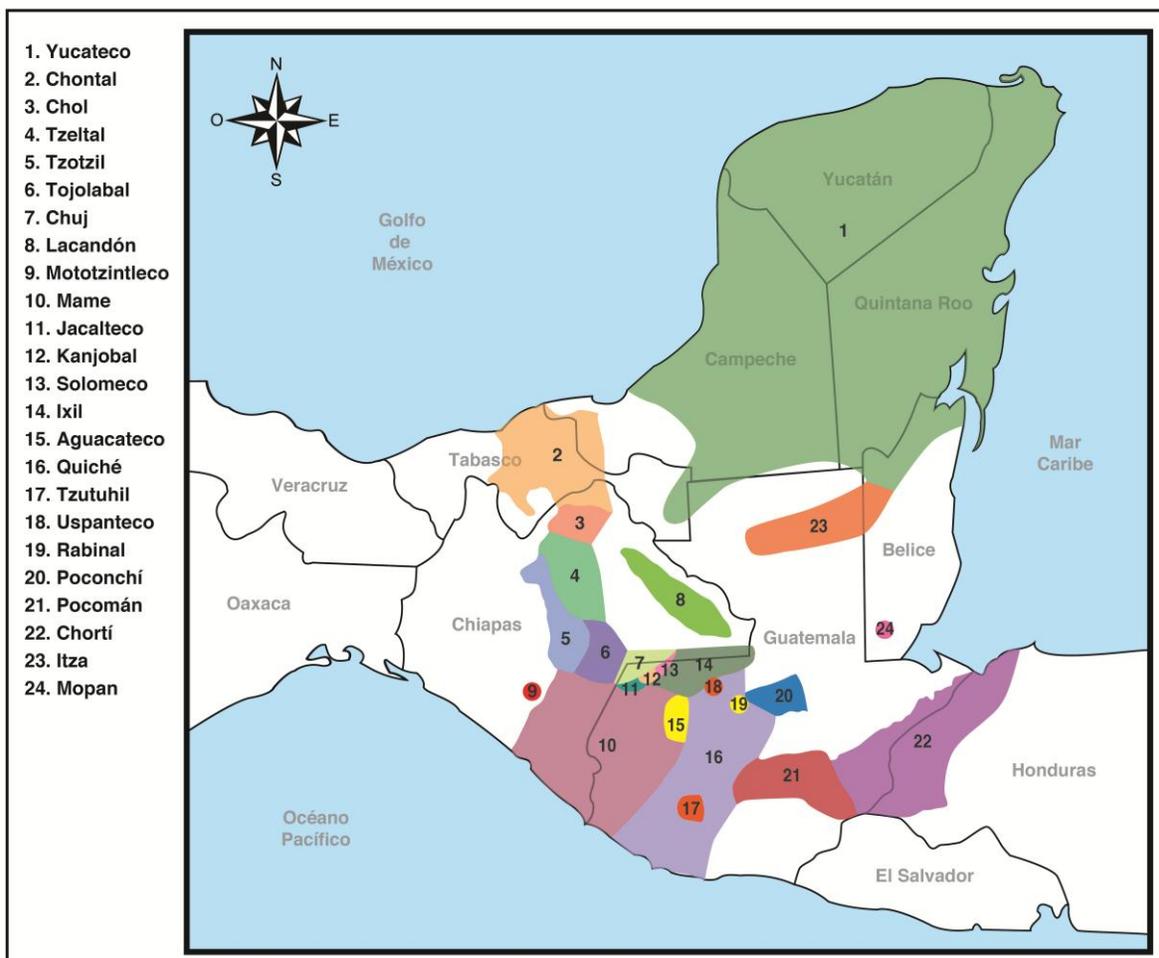


Figura 1.5. Distribución de las variantes lingüísticas en la región maya. Modificado de Morley (1947).

1.3.4. Organización Política y Social

Los lacandonos viven en agrupamientos denominados *caribales*, integrados por la familia extensa, los padres, hijos y parientes inmediatos de cualquiera de los cónyuges (Instituto Nacional Indigenista, 1982). La poligamia es común ya que algunos hombres tienen dos o tres esposas; algunos de ellos se casan con parientes como la suegra además de vivir con la hija de ésta, hermanas, sobrinas

e incluso nietas. La mujer lacandona por lo general se casa antes de los 13 años de edad (Instituto Nacional Indigenista, 1982; Hernández-Albertos, 2000).

Existe una diferencia significativa entre los lacandones del norte y del sur. Mientras que en el caso de los primeros el patrón de residencia postmarital es patrilocal (viven en la casa de los padres del hombre), en el caso de los habitantes del sur la regla es matrilocal (viven en la casa de los padres de la mujer) (Eroza-Solana, 2006). El gobierno tradicional ha perdido vigencia, por lo que los lacandones viven bajo el sistema político municipal. Cada *caribal* es independiente y mantiene pocas relaciones con los otros existentes (Instituto Nacional Indigenista, 1982).

1.3.5. Actividades Económicas

La economía de los lacandones se basa en la agricultura, al igual que los demás grupos indígenas del país, el cultivo básico es el maíz *nij nirir*. El ciclo agrícola comienza con el año nuevo, que es el inicio de la temporada de secas *yaxq'in*. Se produce maíz blanco, amarillo, rojo y negro, con los que la mujer elabora distintos tipos de tortillas, atole y tamales. Este producto es cultivado exclusivamente por los hombres; las mujeres siembran en la milpa otros productos como el plátano *jach pitam*, camote *is*, calabaza *za c'um*, jitomate *p'ac*, epazote *xex*, chile *ic*, y achiote *c'uxub*. También se obtienen productos de árboles y plantas semi-cultivadas como aguacate *nuncich on*, capulín *pujam*, chirimoya, cítricos y cacao. El cultivo de tabaco se efectúa básicamente para el comercio con mestizos (Instituto Nacional Indigenista, 1982; Hernández-Albertos, 2000).

Hace algunos años la agricultura se basaba en el “uso múltiple de la tierra, en la que se aprovechan varias zonas ecológicas” (ecozonas): la milpa, la selva, el acahual (vegetación forestal que surge de manera espontánea en terrenos que estuvieron en uso agrícola o pecuario) y las zonas acuáticas y semi-acuáticas

(como ríos, lagos y pantanos); bajo el sistema de roza, tumba y quema (Eroza-Solana, 2006). Según Trench (2005), en la actualidad, no se sigue éste sistema, de acuerdo con éste autor, ya no se maneja tal nivel de diversidad de la tierra.

En cuanto a los animales domésticos, se crían cerdos, pollos, guajolotes y en ocasiones, monos y otros animales silvestres. El caso de los monos, es muy particular, ya que en México no es común el consumo de éste animal. Hay dos variedades de monos en la selva lacandona, el mono araña (*Ateles geoffroyi*; en lacandón *ma'x*) y el aullador negro (*Alouatta palliata*; *ba't's*). Los lacandones lo hierven con plátano verde, lo asan en barbacoa o lo preparan en tamales (Baer y Merrifield, 1972). Otra actividad económica importante es la apicultura, ya que del panal obtienen cera para la elaboración de velas y miel.

La caza, la pesca y la recolección son actividades secundarias; anteriormente se realizaba con arco y flecha pero actualmente se utilizan más las armas de fuego (Instituto Nacional Indigenista, 1982). Entre los animales que cazan se incluyen faisán, venado, armadillo, tepezcuintle, sereque (Hernández-Albertos, 2000), así como también rana, tortuga, iguana, cocodrilo, conejo, tuza, nutria, mapache, coatí, pecarí, mono, entre otros (Baer y Merrifield, 1972).

En cuanto a las artesanías, principalmente se elaboran arcos y flechas para su venta en Ocosingo y San Cristóbal de Las Casas; también pulen y decoran jícaras para tomar el *balché* (jugo de corteza fermentada), bebida dedicada a los dioses, y el *pozol* (masa de maíz cocida). Fabrican bolsas de pieles de diversos animales silvestres como venado y lagarto, entre otros. Además tejen hamacas y redes (Instituto Nacional Indigenista, 1982).

1.3.6. Religión

Los mitos de los lacandones tienen connotaciones fundamentalmente religiosas, cuyas costumbres se basan en sus creencias, tomando lo contado como hechos y verdades, que son transmitidas de generación en generación (Hernández-Albertos, 2000).

Los lacandones han conservado sus creencias religiosas debido a que *Chan K'in* viejo, último *t'ó'ohil*, (autoridad elegida por su sabiduría mágico-religiosa) difundió los antiguos rituales consagrados a los dioses. Así que a pesar del esfuerzo de misioneros presbiterianos por convertir a los lacandones al cristianismo, éstos no tuvieron éxito (Aguirre-Lara, 2007), por esta razón, los lacandones no tienen santos, ni cruces ni nada que corresponda al culto católico, todos sus dioses proceden del antiguo culto maya; conservando incluso sus nombres originales. Hasta fechas recientes realizaban peregrinaciones religiosas a la ciudad de *Yaxchilán*, en la frontera con Guatemala (Instituto Nacional Indigenista, 1982).

La mayor parte de sus ceremonias tiene por objeto invocar el favor de sus dioses para curar enfermedades o evitar posibles infortunios. En cada *caribal* existe por lo menos una choza o ermita, que son simples cobertizos de palmas, donde hacen las ofrendas, rezos y cantos a los dioses, representados por los rostros moldeados en el exterior de las vasijas de barro que les sirven de brazeros. Se considera que estos rostros son los intermediarios entre los hombres y los grandes dioses que gobiernan el mundo. Algunas familias, conservan, en gran secreto, ídolos pequeños de jade, a los que consideran sus protectores inmediatos. En sus ceremonias, la familia deposita al ídolo que le corresponde en el fondo de algún incensario y, sobre él, quema el copal (Villa-Rojas, 1985).

Para ambos grupos de lacandones la divinidad principal es *K'akoch*, “dios de los dioses”, quien creó la tierra, el agua, el (primer) sol y la luna, así como a todos los demás dioses (Bruce, Robles y Ramos, 1971).

Para los lacandones del norte los dioses supremos son *Sukunyum*, “señor del inframundo”, *Äkyantho'*, “dios de los extranjeros”, y *Hachäkyum*, “nuestro señor verdadero” o “dios verdadero”, quien es considerado creador de los lacandones (Bruce, Robles y Ramos, 1971; Eroza-Solana, 2006). Para los lacandones del sur los dioses supremos incluye también a *Sukunyum*, *K'in ich ahau*, “señor del rostro solar” e *Ik chan yum*, “nuestro pequeño señor”. Todas estas divinidades son representaciones del Sol (Eroza-Solana, 2006).

1.4. Mayas (*maaya wíinik*)

La civilización maya, a diferencia de otras culturas indígenas de Mesoamérica, se distingue por su continuidad en la misma área por cerca de 5,000 años, a pesar de las frecuentes y brutales imposiciones que han sufrido en los últimos siglos desde la llegada de los españoles (Messmacher *et al.*, 1986).

Sin embargo, actualmente los mayas comparten su gran territorio con individuos mestizos, surgidos de las uniones con hispanos, así como también con grupos libaneses, asiáticos (chinos y coreanos), e incluso con otros grupos indígenas, como los yaquis (desplazados de su hábitat original en la época porfirista), además de que últimamente han llegado a la península personas de distintas partes del país atraídos por los terrenos más despoblados (sur de Campeche y Quintana Roo) y por el desarrollo turístico del litoral caribeño (Ruz, 2006).

1.4.1. Antecedentes Históricos

Los mayas en su origen fueron un pequeño grupo que a mediados del tercer milenio a.C. se desprendió de Norteamérica y por la costa del Golfo se extendió hasta llegar al altiplano de Chiapas-Guatemala. Durante el siguiente milenio el tronco lingüístico maya se dividió en tres principales agrupaciones (Morley, 1947; Messmacher *et al.*, 1986).

- Proto-Guatemala-Yucatán, en las tierras altas del sur (Guatemala) y en las tierras bajas del norte (la mitad norte de la península de Yucatán).
- Proto-Chiapas, en las tierras altas de Chiapas, con prolongaciones hacia Tabasco y a través del sur del Petén (Guatemala), hasta el oeste de Honduras.

- Huasteca, en las tierras bajas del norte de Veracruz y en las estribaciones de la sierra al este de San Luis Potosí.

Durante el periodo Preclásico (2500 a.C. – 150 d.C.) y parte del Clásico Temprano (150 d.C. – 600 d.C.), los mayas comenzaron a cultivar maíz, frijol, calabaza y chile; construyeron los primeros basamentos escalonados con templos en su parte interior, realizaron inscripciones calendáricas en monumentos de piedra y comenzaron el culto a las deidades felinas y serpentiformes (Messmacher *et al.*, 1986).

En el periodo Clásico (150 d.C. – 900 d.C.) los grandes centros ceremoniales alcanzan su máximo esplendor, destacando *Tikal*, *Copán*, *Palenque*, *Quirigua*, *Piedras Negras* y *Yaxchilán*. Se da el mayor avance en matemáticas, arquitectura, escritura y astronomía; aunado a esto, se da un proceso de desarrollo económico y crecimiento demográfico. Es a finales de este periodo que se da el colapso de la civilización maya clásica (Morley, 1947; Instituto Nacional Indigenista, 1982; Messmacher *et al.*, 1986; Thompson, 1992; Acuña-Alonzo, 2010).

Hacia finales del siglo X, al inicio del periodo Postclásico (900 d.C. – 1521 d.C.), los *itzaes* salieron exiliados de la ciudad de Tula y llegaron a *Xicalango* “lugar donde cambia la lengua”, un poblado cercano a las tierras mayas, al sur de ésta, la gente hablaba maya y al norte, el náhuatl. Ahí los *itzaes* aprendieron el maya y en el año 987 d.C., llegaron a *Chichen-Itzá*, lograron la unidad de los pueblos mayas y construyeron la ciudad de *Mayapan* (Periodo mexicano 987 d.C. – 1200 d.C.) (Morley, 1947; Von, 1973; Thompson, 1992). Son claras las influencias de la cultura tolteca en el norte de la península de Yucatán, ejemplificadas en la arquitectura de *Chichen-Itzá* (figura 1.6), que recoge los nuevos elementos y conceptos constructivos y espaciales desarrollados por Tula, introducen el culto a *Quetzalcóatl*, al que los mayas llamaron *Kulkán*. A mediados del siglo XII *Chichen-Itzá* pierde importancia y la ciudad de *Mayapan* cobra relevancia (Von, 1973; Messmacher *et al.*, 1986; Thompson, 1992).



Figura 1.6. Templo de *Kukulcán* en *Chichen Itzá*, Yucatán, México. Acervo personal.

Hacia el año 1200 declina el culto a *Quetzalcóatl* y de otras deidades mexicanas, los centros ceremoniales se transforman en ciudades, las artes y la arquitectura decaen. En el siglo XV se producen revueltas sucesivas contra *Mayapan*, destruyéndola en 1441; se establecen pequeñas jefaturas que mantienen constantes guerras entre sí, terminando con la autoridad centralizada (Morley, 1947; Von, 1973; Thompson, 1992). Se prolonga la decadencia cultural hasta culminar con la conquista española, primero en Guatemala (1525) y después en Yucatán (1547). Los *itzaes* permanecieron independientes hasta 1697 (Morley, 1947; Thompson, 1992).

Una vez consumada la conquista de Yucatán, los más rebeldes emigraron hacia las zonas boscosas, al suroeste de la península, donde se mantuvieron relativamente al margen de la dominación española, conservando por largo tiempo sus formas tradicionales de vida (Instituto Nacional Indigenista, 1982). Los mayas fueron el grupo que presentó más resistencia a la conquista española, incluso en

1639 se sublevaron, encabezados por Jacinto Canek pero fueron derrotados. Posteriormente, en 1847 se levantaron en armas (Guerra de Castas) y recuperaron para la nación maya las cuatro quintas partes de la península de Yucatán; a su derrota muchos fueron vendidos como esclavos en Cuba. Los que permanecieron en la península fueron tratados prácticamente como esclavos durante el periodo de auge del henequén (Instituto Nacional Indigenista, 1982; Messmacher *et al.*, 1986).

1.4.2. Hábitat y Distribución

Actualmente los mayas se distribuyen en un territorio que abarca 324,000 km², comprende los estados de Yucatán, Campeche, Quintana Roo, Tabasco y Chiapas en México, así como los países centroamericanos de Guatemala, Belice, y porciones occidentales de Honduras y El Salvador (Morley, 1947; Messmacher *et al.*, 1986; Tiesler, 1999; González-Oliver, 2001; Sharer, 2003; Ruz, 2006; Acuña-Alonzo, 2010; González-Oliver *et al.*, 2011).

El área maya se divide en Tierras Bajas y Altas. Las Tierras Altas comprenden el altiplano de Chiapas-Guatemala (Tierras Altas Volcánicas), integrado por montañas y volcanes con una elevación general de más de 800 m.s.n.m. y cuentan con un clima templado-frío; se subdividen en Tierras Altas del norte (metamórficas) y del sur, las primeras drenan al norte y al este, hacia los ríos Usumacinta y Motagua, respectivamente; las segundas se encuentran en la parte meridional en lo que es El Salvador (costa del Pacífico) (Tiesler, 1999; González-Oliver, 2001; Sharer, 2003).

Las Tierras Bajas, ejemplificadas principalmente por la gran placa caliza que es la península de Yucatán y que penetra profundamente en el Golfo de México, se caracterizan por la ausencia casi total de formaciones orográficas, presentando un componente horizontal de un relieve totalmente plano (Messmacher *et al.*, 1986).

Esta zona se subdivide a su vez en, Tierras Bajas del sur, centrales y del norte; las primeras dos presentan un clima tropical sub-húmedo y una exuberante vegetación selvática perennifolia; las del norte presentan un clima semiárido con marcadas temporadas de lluvia y la cubierta vegetal dominada por chaparral o arbustos (Tiesler, 1999; Sharer, 2003).

Las Tierras Bajas del sur se ubican hacia el noroeste de las Tierras Altas, en el área norte del río Grijalva, es una zona de transición donde el sustrato se vuelve cárstico. Las Tierras Bajas centrales abarcan la cuenca del Usumacinta, el río Motagua, el Petén guatemalteco, Belice y el noroeste de Honduras. Las Tierras Bajas del norte abarcan la mitad septentrional de la península de Yucatán (Tiesler, 1999; Sharer, 2003). Las principales divisiones del área maya se muestran en la figura 1.7.



Figura 1.7. División geográfica de la zona maya. Se observan las principales áreas culturales, los sitios arqueológicos más importantes y los ríos. Modificado de Sharer (2003).

1.4.3. Hablantes de Lengua Maaya 'aan

La lengua maya es la segunda lengua más hablada en México, sólo después del náhuatl (Ruz, 2006; Acuña-Alonzo, 2010; INEGI, 2004). El estado de Yucatán cuenta con una población total de 1 818,948 habitantes. En el conteo de población

y vivienda de 2005, el INEGI contabilizó un total de 937,691 hablantes de lengua indígena. De los cuales 538,355 son mayores de 5 años. Respecto al maya yucateco (*maaya t'aan*), hay 912,151 hablantes, de los cuales 457,411 son hombres y 454,740 son mujeres. Eso implica que, el 97.27% de la población hablante de alguna lengua indígena en Yucatán, habla maya (INEGI, 2005).

Si se considera que en México existe un total de 1 364,670 hablantes de maya, se puede notar que sólo en Yucatán se concentra el 66.84% de hablantes de maya del país (INEGI, 2005). En su lengua original, a los mayas yucatecos se les denomina *maaya t'aan* (Boege, 2008), no obstante, actualmente es muy común que se les llame “mayero”, distinguiéndolos de los “mayas” prehispánicos (De la Garza y Nájera, 2002).

1.4.4. Organización Política y Social

Entre los maya-yucatecos, la pertenencia a una familia y a una amplia red de parentesco es condición necesaria para ser considerado miembro de la comunidad. En Yucatán existen grupos integrados por seis u ocho familias pertenecientes a tres diferentes generaciones que se reconocen como descendientes de un antepasado común y que se localizan en un determinado espacio geográfico del pueblo, mismo que se encuentra dividido a partir del centro, en cuatro cuadrantes que a veces coinciden con el terreno de cultivo llamado rumbo (Guzmán-Medina, 2005).

Practican tanto el matrimonio civil como el religioso; en algunos poblados aún se conserva la costumbre del *muhul* (entrega de la dote) y del *hancab* (servicio del novio) durante el cual el pretendiente convive con los suegros para ayudar en los trabajos de la milpa. Los recién casados viven en la casa de los padres del marido y con el tiempo, construyen su casa propia junto a la de aquellos (Instituto Nacional Indigenista, 1982).

En cuanto a los cargos cívico-políticos, son rotativos, jerárquicos y su designación es competencia directa del presidente municipal. El municipio se subdivide en comisarías; en cada uno de los cuales tienen sus propias autoridades. En la cumbre se encuentra la presidencia municipal, seguida por el comisario municipal, el secretario, el tesorero y un vocal que funge como ayudante. Otro cargo importante es el de comisario ejidal, quien a diferencia del municipal, debe ser elegido por los ejidatarios y es el encargado de regular todo lo relacionado con la tierra y el trabajo agrícola (Guzmán-Medina, 2005).

En comunidades del oriente yucateco tales como *Xocen*, *Tixhualactún*, *Ticuch*, *Pixoy* y *Chemax* la estructura política formal se vincula con una forma de organización cívico-militar que surgió en la llamada Guerra de Castas y que es conocida como Sistema de Guardias. En dicho sistema se agregan dos cargos al organigrama formal: el de comandante de la guardia y subcomandante de la guardia, los cuales se integran jerárquicamente después del tesorero (Guzmán-Medina, 2005).

1.4.5. Actividades Económicas

Yucatán es considerado todavía un estado básicamente agrícola, sin embargo, desde hace poco más de veinte años el abandono del campo ha sido paulatino en todo el estado, hasta alcanzar grados alarmantes a raíz del colapso de la industria del henequén, que dejó a muchos campesinos sin tierra y sin trabajo (Guzmán-Medina, 2005).

Debido a esto, actualmente casi dos tercios de la población económicamente activa de Yucatán son empleados y obreros, principalmente de la industria manufacturera local, de las maquiladoras y de la industria de la construcción. Una cuarta parte trabaja por su cuenta propia (en el comercio formal e informal), y sólo una sexta parte se dedica a la agricultura. Las mujeres de las familias de la zona

henequenera se han visto obligadas a insertarse en el mercado laboral a través del servicio doméstico o como vendedoras de hortalizas en el mercado de la ciudad de Mérida. La tendencia a la migración para emplearse en zonas turísticas de otros estados o en los Estados Unidos es un fenómeno que, al igual que en otras poblaciones indígenas, sigue en aumento (Guzmán-Medina, 2005).

A pesar de todo, el cultivo del maíz sigue siendo una actividad importante para los mayas, aunque un buen número lo hacen más como una práctica simbólica por medio del cual expresan su arraigo al territorio local, que como una práctica económica. La mayoría sigue utilizando instrumentos tradicionales tales como las hachas, machetes, *coa*, y el *xul* o bastón plantador, ahora con punta de hierro (Guzmán-Medina, 2005), también se cultiva frijol, calabaza y chile, principalmente. El régimen de la tierra es ejidal aunque también existen pequeñas parcelas privadas, en promedio la milpa tiene una extensión de tres a cuatro hectáreas (Instituto Nacional Indigenista, 1982).

Otros recursos los proporciona la cría de cerdos, aves, abejas y las artesanías, entre estas últimas se producen hamacas, bolsas, manteles y pantuflas de derivados del henequén, abanicos, sombreros, esteras y canastas, cerámica artística que incluye jarros, floreros y esculturas de personas y animales (Instituto Nacional Indigenista, 1982).

1.4.6. Religión

Con la conquista española se desmoronó el culto a los dioses mayas y surgió la cruz como símbolo y figura central de la fe. En los pueblos y casas hay cruces por doquier, muchas de estas cruces están pintadas de verde y frecuentemente vestidas con huipiles bordados, ya que la Santa Cruz la consideran femenina (De la Garza y Nájera, 2002).

Entre los mayas-yucatecos se da la coexistencia de distintas formas religiosas, siendo predominante el culto católico a pesar de la penetración en los últimos años de formas religiosas como los protestantes de tipo pentecostés como La Asamblea de Dios, La Luz del Mundo, y otras sectas derivadas del protestantismo disidente tales como la Iglesia de la Restauración y la Iglesia de Jesucristo de los Santos de los Últimos Días (Guzmán-Medina, 2005).

No obstante, las manifestaciones más amplias en cuanto a participación colectiva son promovidas por la iglesia católica a través de gremios (agrupaciones en torno a un santo que es reconocido como protector) y la fiesta patronal; cada municipio tiene un santo patrón como símbolo sagrado y los días previos a su festejo la vida de la comunidad gira en torno a los preparativos. Destaca el hecho de que recientemente el culto a la Virgen de Guadalupe ha alcanzado un auge que tiende a crecer en todo el estado (Instituto Nacional Indigenista, 1982; Guzmán-Medina, 2005).

1.5. Mazahuas (*jñatio*)

El tronco lingüístico Otomangue se extiende desde San Luis Potosí hasta Centroamérica, el sub-tronco Otopame abarca los idiomas: otomí, mazahua, matlatzinca, ocuilteco, pame del norte, pame del sur, y chichimeco Jonaz. En tiempos remotos hubo un idioma proto-otopame, del cual derivaron las mencionadas lenguas (Wright, 1995; Barrientos-López, 2004).

Soustelle, (1993) afirma que los otopames se hallan territorialmente distribuidos en tres bloques (figura 1.8):

- Septentrional.-Ocupado por pames y chichimecas.
- Central.- Habitado por otomíes y mazahuas.
- Meridional.- Caracterizado por una civilización compleja de matlatzincas con una fuerte influencia nahua y tarasca.

En general, los otomíes de Ixtlahuaca desdeñan a los mazahuas y por ello no se dan casos de matrimonio entre ellos (Soustelle, 1993). Mazahua deriva del náhuatl *mazatl*, ‘venado’, es posible que los *mexicas* simplemente hayan traducido la palabra otomí (*p’ani*) a su lengua. El nombre que los otomíes dan a los mazahuas es peyorativo: *nyâmp’ani* que se descompone en *nyâ* y *p’ani* ‘caballo’ pero antiguamente se aplicaba como ‘venado’. Una interpretación sería “los que hablan como animales” o peor aún los otomíes un poco hispanizados de Temoaya los denominan *nyâmbëro* (del español ‘perro’) “los que hablan como perro”. Los mazahuas se autodenominan *nyâ t’o* (Soustelle, 1993) transcrito como *jñatio* o también *jnatrjo* (Boege, 2008).

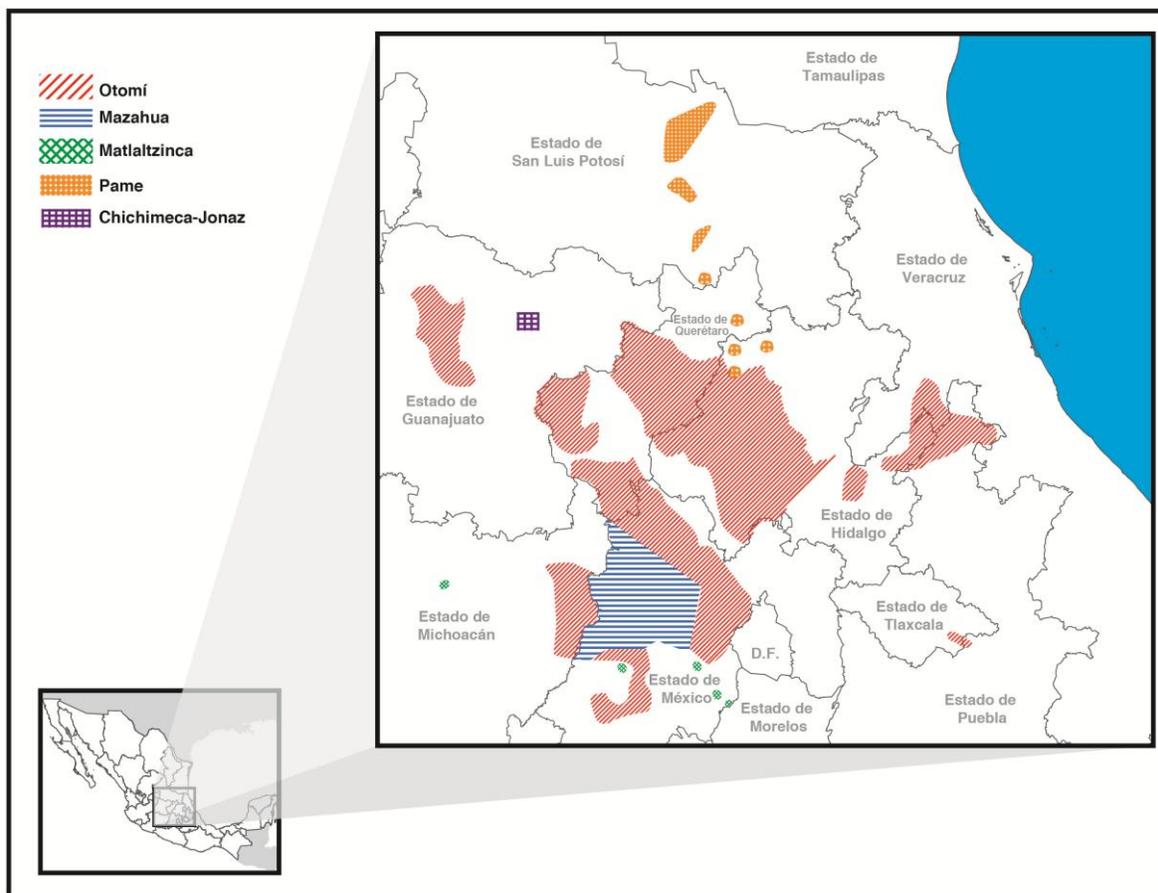


Figura 1.8. Distribución geográfica de la Familia Otomí-pame. Modificado de Soustelle (1993) con datos de Serrano-Carreto *et al.* (2006).

1.5.1. Antecedentes Históricos

Los historiadores no han llegado a un acuerdo acerca de la procedencia ni la época en que llegaron al Valle de México los mazahuas. Una de las versiones establece que integraban una de las cinco tribus de la migración chichimeca comandada por el príncipe *Xólotl* (hijo del rey de *Amaquemecan*) en el siglo XIII (Instituto Nacional Indigenista, 1982).

Por su parte, Clavijero (1780) menciona que los mazahuas pertenecieron a la nación otomí, que los otomíes fueron de los pobladores más antiguos en los

alrededores del Anáhuac, los cuales vivían en cavernas y montes, por lo que fueron confundidos con los chichimecas por los historiadores españoles.

Durante tiempos prehispánicos, los mazahuas fueron dominados por los acolhuas, *tecpanecas* y *mexicas*. En 1521, al igual que los otomíes, combatieron en contra de los *mexicas*, en unión con los españoles. Durante la colonia fueron sometidos a intensas jornadas de trabajo sin pago ni horario fijo, debido al establecimiento del sistema de haciendas, por parte de los españoles (Instituto Nacional Indigenista, 1982).

En 1810 los mazahuas se unieron al movimiento de independencia, destacando su intervención en la batalla del Monte de las Cruces. Este movimiento no tomó en cuenta la heterogeneidad del pueblo de México, por lo que no trastocó los fundamentos de la explotación y opresión de los grupos indígenas; fue así que los mazahuas continuaron bajo el sistema de haciendas, y esto no cambió hasta la revolución mexicana (Instituto Nacional Indigenista, 1982).

1.5.2. Hábitat y Distribución

En la meseta de Ixtlahuaca (Estado de México) y las montañas que las circundan al noreste y sureste, habitan mazahuas y otomíes. La región mazahua se sitúa en la parte noroeste del Estado de México y una pequeña porción de Michoacán (Instituto Nacional Indigenista, 1982; Soustelle, 1993; Sandoval, 1997) (figuras 1.9 y 1.10). En esta región el clima es templado sub-húmedo, con lluvias en verano, la precipitación media del estado es de 900 mm anuales (INEGI, s.f.).

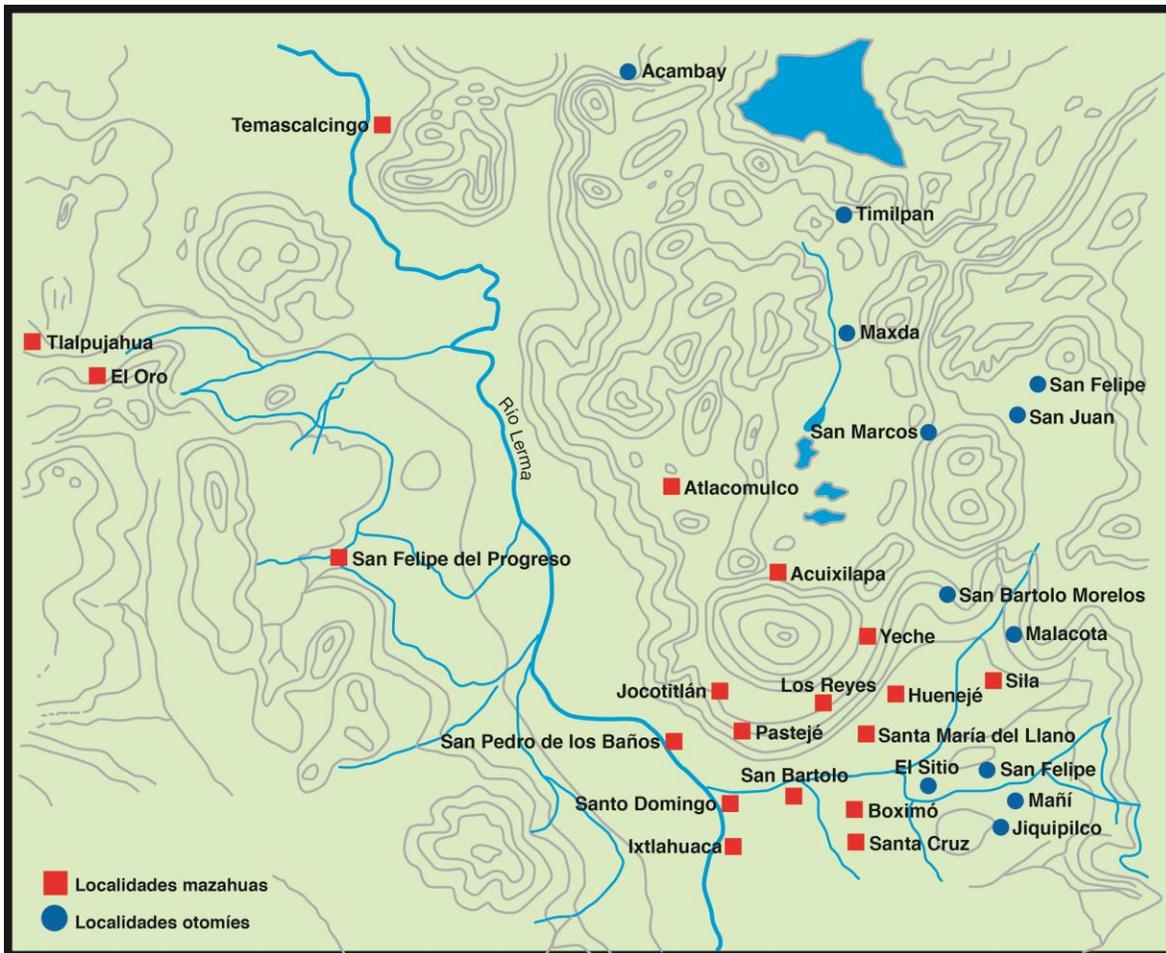


Figura 1.9. Localidades en el área compartida por otomías y mazahuas en el Estado de México y Michoacán. Modificado de Soustelle (1993).

El territorio mazahua abarca las haciendas de Boximó, Huerejé, y Pasteje, y las rancherías y pueblos de Santo Domingo, San Bartolo del Llano, Santa María del Llano, Jocotitlán y Los Reyes. Los puntos más orientales de esta área lingüística son el pueblo de Santiago Jече y la hacienda de Sila. A partir de allí, la frontera se dirige hacia el oeste y noroeste, pasando por Santiago Acuíxilapa, Atacomulco y Temascalcingo. Al sur, comprende desde Acambay hasta Pueblo Nuevo (Soustelle, 1993). Al occidente se habla mazahua en Tlalpujahua (Michoacán) y en diversos pueblos al este y noroeste del distrito de Zitácuaro, como Francisco Serrato (San Bartolo), Nicolás Romero (San Andrés), Curungueo, Donaciano

Ojeda (San Francisco el Nuevo) y Crescencio Morales (San Mateo); en los límites de los estados de México y Michoacán (Soustelle, 1993) (figura 1.10).

En el Estado de México, en el Altiplano de Toluca-Ixtlahuaca, principalmente los mazahuas comparten territorio con otomíes y matlatzincas (Barrientos-López, 2004).

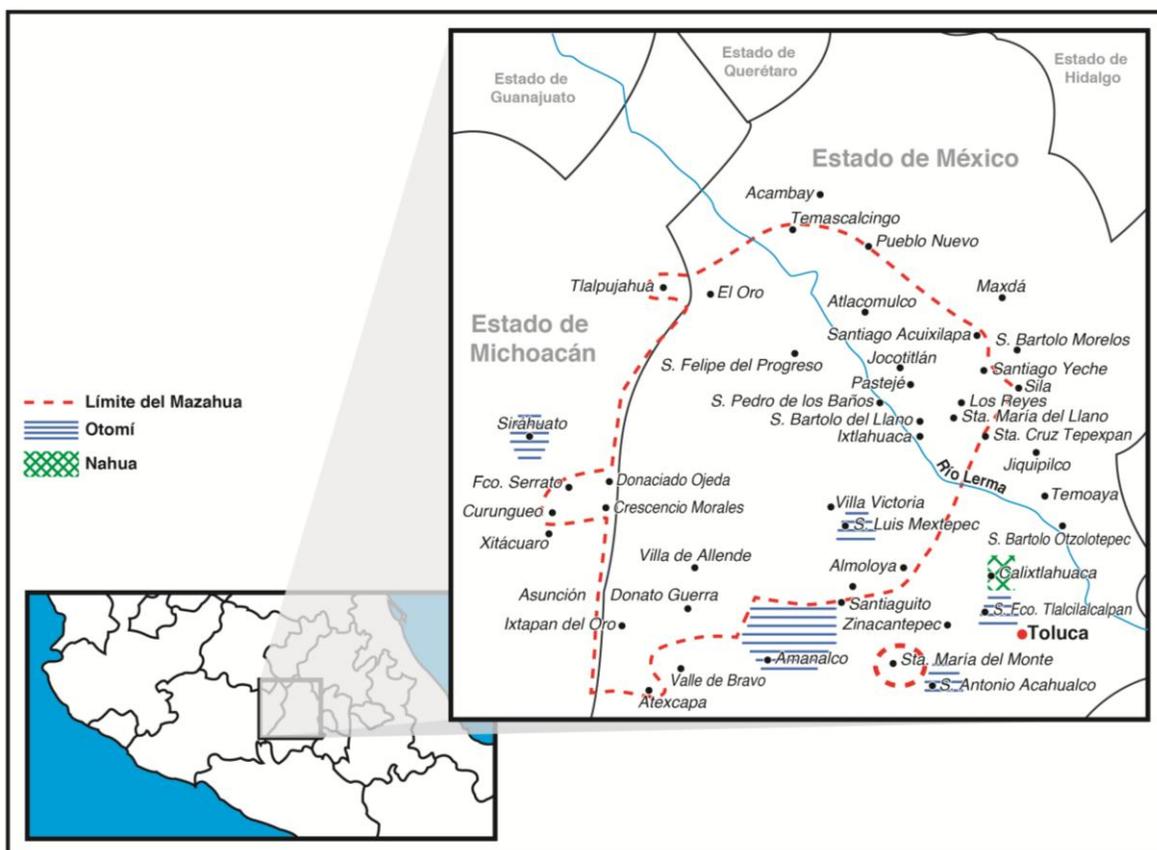


Figura 1.10. Distribución del área mazahua. Se observan los municipios habitados por mazahuas y otros grupos indígenas con los que comparten territorio. Modificado de Soustelle (1993).

Los municipios que albergan el mayor número de mazahuas son: Almoloya de Juárez, Villa de Allende, Ixtapan del Oro, Asunción Donato Guerra, Ixtlahuaca, Atlacomulco, Jocotitlán, San Felipe del Progreso, Temascalcingo, El Oro, Jiquipilco, Valle de Bravo y Villa Victoria (Soustelle, 1993; Sandoval, 1997).

1.5.3. Hablantes de Lengua Jñatjo

La lengua mazahua pertenece al tronco Otomangue, sub-tronco Otopame, del grupo otomí-mazahua (Ortiz-Álvarez, 2005), presenta leves diferencias dialectales de una comunidad a otra (Sandoval-Forrero, 1997). Existen tres variantes regionales: al norte, a los alrededores de Temascalcingo, al sur, en el municipio de San Felipe del Progreso, ambas en el Estado de México, y al occidente en la comunidad indígena de Crescencio Morales, Michoacán (Oehmichen, 2005).

La glotocronología es un método léxico-estadístico que permite saber, en términos muy aproximados, cuánto tiempo de divergencia tienen dos idiomas emparentados. Existe una relación paralela entre la ubicación geográfica de los grupos y su parentesco lingüístico, esto es, los grupos que hablan idiomas similares ocupan territorios cercanos entre sí (Wright, 1995). De acuerdo con la glotocronología, se considera que su diferenciación ocurrió entre 400 y 800 a.C. (Wright, 1995; Oehmichen, 2005). Las lenguas mazahua y otomí son muy cercanas, la mazahua se caracteriza por una gran abundancia de sibilantes, en especial las sonoras (Soustelle, 1993).

A nivel nacional existen 268,216 hablantes de mazahua, de los cuales 129,966 son hombres y 138,250 son mujeres. En el Estado de México existen 228,566 hablantes de mazahua de los cuales 110,109 son hombres y 118,459 son mujeres (INEGI, 2005).

1.5.4. Organización Política y Social

Entre los mazahuas encontramos grupos domésticos de tipo extenso y nuclear, las reglas de residencia son de tipo patrilocal. Con frecuencia se unen parientes agregados no consanguíneos por rituales o ceremonias, tales como ahijados, cuñados y en ocasiones personas sin ninguna relación parental con los jefes del

grupo doméstico. La mujer mazahua se encuentra subordinada al hombre, ya sea en el papel de madre, esposa o hermana. Los varones son los que detentan la propiedad y monopolizan las funciones políticas y religiosas de la comunidad (Sandoval-Forrero, 1997).

El Consejo Supremo mazahua es de elección directa y participan hombres y mujeres en el proceso de votación, sin embargo, sólo los hombres son candidatos a ocupar los cargos y los únicos que pueden conformar el consejo (Sandoval, 1997).

Los jefes supremos son los encargados de las ceremonias públicas, controlan el centro ceremonial y son los que indican el lugar donde deben ser colocadas las ofrendas en los días de muertos. Dirigen igualmente las procesiones que realizan al centro religioso de Chalma y a la Villa de la Virgen de Guadalupe (Sandoval, 1997).

En general se apegan a los lineamientos constitucionales, sin embargo, en la mayoría de las comunidades existen diversas autoridades locales que son designadas por el presidente municipal y los miembros de la comunidad. Siendo los delegados municipales, conocidos como “jueces”, entre los más destacados (Instituto Nacional Indigenista, 1982).

1.5.5. Actividades Económicas

La actividad económica primordial es la agricultura. Los principales cultivos son maíz, maguey, trigo, haba, cebada, zacatón y algunos frutos como manzana y pera. En esta labor participan tanto el hombre como la mujer. También compete a las mujeres la extracción del aguamiel, el cuidado de los animales domésticos y el acarreo de la leña (Instituto Nacional Indigenista, 1982).

En algunas comunidades se usa la *coa*, llamada *tarekua*, aunque la mayoría utiliza la yunta de bueyes; los tractores son escasos. La ganadería mayor es prácticamente inexistente, la gran parte de las familias cuentan con un hato, de ovejas o cabras, cerdos, gallinas y guajolotes (Instituto Nacional Indigenista, 1982).

Sin embargo, la carencia de riego, la mala calidad de los suelos y su degradación, la falta de rotación de los cultivos, así como lo reducido de las parcelas, han propiciado que la producción de alimentos sea insuficiente para la subsistencia; por lo que se debe complementar con la venta de aguamiel, pulque, artesanías, y con trabajo asalariado en lugares circunvecinos o en la Ciudad de México; los hombres generalmente se emplean como peones agrícolas o como albañiles u obreros; las mujeres como sirvientas o se dedican a la venta de productos regionales y artículos comerciales (Instituto Nacional Indigenista, 1982).

Algunos mazahuas producen alfombras, tapetes, colchas y loza. Las mujeres jóvenes bordan figuras en la tela en tanto que los jóvenes labran y cincelan campanas y joyas; las adultas acostumbran tejer fajas y chales de lana en telares de cintura. El tejido de petate, que solía ser actividad típica de la región, ya es muy escaso, principalmente debido a la gradual desaparición de la materia prima (Instituto Nacional Indigenista, 1982).

1.5.6. Religión

Las actuales prácticas religiosas son el resultado de la labor de cristianización de los misioneros diocesanos católicos durante La Colonia, sin embargo, hoy en día dichas prácticas contienen características propias no siempre concordantes con las modalidades y principios impuestos por el Vaticano.

La mayordomía es uno de los sistemas de cargos importantes en la comunidad, durante las fiestas patronales, el mayordomo, carguero o cófrade (nombre que recibe según la región), patrocina y encabeza dichos festejos, recibe la encomienda y asume públicamente, su responsabilidad en la coordinación de los trabajos preparatorios; al término de la fiesta, hace entrega de esta responsabilidad a su sucesor.

Sin embargo la religión católica no es exclusiva entre la población mazahua, pues cada vez cobran más adeptos las sectas protestantes, con sus correspondientes consecuencias sociales, económicas, políticas y culturales (Sandoval-Forrero, 1997).

1.6. Otomíes (*hñä hñü*)

La palabra *otomí* es de origen náhuatl (singular: *otomitl*; plural *otomî*); pasó al castellano como otomí (plural, otomíes), donde *otomitl* proviene de *otocac*, ‘que camina’, y *mitl* ‘flecha’, los cazadores que caminan cargados de flechas. Sin embargo, de acuerdo con su lengua nativa, la palabra *otomí* surge de la variación del nombre de su mítico caudillo *Oton*, considerando las etimologías *Otho*, ‘no poseer’; y *mi*, ‘sentarse’, ‘instalarse’, correspondería al pueblo que no ha podido instalarse, el pueblo errante (Soustelle, 1993).

Los otomíes se autodenominan *nyâ/nyû*, lo que a menudo se transcribe mal, *Hiá-Hiú*, palabra compuesta de *nyâ/nyö*, ‘hablar’, y *nyû*, que es propiamente el término que designa al otomí, es decir ‘que habla *nyû*’ (Soustelle, 1993); algunos autores lo transcriben como *ñähñu* (Barrientos-López, 2004) o *hñä hñü* o *Hña hñu* (Boege, 2008).

La población otomí ha compartido una trayectoria histórica que la mantuvo como mano de obra cautiva por parte de los diferentes grupos de poder, desde las colonizaciones agrícolas precoloniales, las congregaciones de indios (sistemas productivos durante la Colonia) e incluso después de la independencia de México (Questa y Utrilla, 2006).

1.6.1. Antecedentes Históricos

El origen de los otomíes es incierto, algunos autores refieren que éstos habitaron las zonas de *Cuicuilco* y *Copilco* durante el preclásico Tardío (400 a.C. - 150 d.C.) y que al hacer erupción el volcán *Xitle*, huyeron a *Xilotepec* y posteriormente al valle del Mezquital (Lastra, 2006). También se considera que los otomíes se

establecieron en Tula antes que los toltecas, al llegar estos últimos, fueron sometidos y formaron parte del imperio tolteca, hasta el año 1168 d.C. en que cayó el imperio (Instituto Nacional Indigenista, 1982).

En el siglo XII, el señorío de *Tenayuca* o *Tenayocan* fue fundado por los chichimecas encabezados por *Xólotl*, quien estableció relaciones tributarias o de alianza con los pueblos inmigrantes que llegaron posteriormente (Clavijero, 1780). Cuarenta y siete años después del establecimiento de los chichimecas en *Tenayuca*, llegaron tres grandes naciones: *tecpanecas*, otomíes y colhuas. Cada uno de sus capitanes, a través del matrimonio con las hijas de *Xólotl*, recibió un señorío, los cuales fueron los de *Azcapotzalco*, *Xaltocan* y *Cohuatlichan*, respectivamente. Los otomíes no sólo se establecieron en *Xaltocan*, sino que se fueron asentando en varios pueblos del actual Estado de México, tanto en las zonas serranas de Monte Alto y Monte Bajo, como en Chiapa de Mota y zonas de influencia matlatzinca, cercanas al valle de Toluca (López-Mora, 2005).

A partir del siglo XIV se dio un reacomodo en las alianzas entre los señoríos del Anáhuac debido al crecimiento del poder de *Azcapotzalco*, sobretodo bajo el poder de *Tezozomoc*. La derrota de los señoríos de *Texcoco* y *Xaltocan* le dio a *Azcapotzalco* la supremacía en el valle que duró varias décadas. Gran cantidad de otomíes emigraron hacia el este y sur, instalándose en las provincias de *Metztitlán*, *Otumba*, *Tototepec*, *Cempoalan*, y *Tlaxcala*. A partir de la caída de *Xaltocan*, los otomíes comenzaron a ser un grupo sometido y despreciado (Instituto Nacional Indigenista, 1982; López-Mora, 2005).

Tras la muerte de *Tezozomoc*, los *mexicas* ya no estuvieron dispuestos a quedar supeditados a *Azcapotzalco* y aprovecharon los problemas de la sucesión para aliarse con los enemigos que tenían los *tecpanecas*, entre los cuales destacó *Texcoco* y posteriormente *Tlacopan*, conformándose así la Triple Alianza. En el reparto de los territorios *tecpanecas*, hacia 1428, gran parte de los poblados otomíes quedaron bajo la jurisdicción de *Tlacopan* (Instituto Nacional Indigenista,

1982); *Xaltocan* quedó subordinado a *Tenochtitlán* a través de los vínculos matrimoniales entre sus principales y las hijas de los nobles *mexicas* (López-Mora, 2005).

Durante el predominio de los *mexicas*, *Ahuízotl* conquistó nuevamente los territorios otomíes de *Xillotepec-Chiapan*, *Axayácatl*, a su vez, el valle de Toluca y *Moctezuma Ilhuicamina Teotlalpan*. Estas invasiones propiciaron que algunos otomíes huyeran a la zona tarasca y otros continuaran emigrando a Tlaxcala (Instituto Nacional Indigenista, 1982). Los pueblos otomíes quedaron obligados al pago del tributo local e imperial. El sometimiento del que fueron objeto no les permitió contar con un *tlahtoani* ni conformarse como señoríos independientes (López-Mora, 2005).

Las pesadas cargas tributarias así como las violentas incursiones de las huestes de la Triple Alianza fueron motivo suficiente para que una parte de la población otomí de *Teocalhueyacan* y pueblos cercanos, abandonaran esta zona para dirigirse a *Tlilihquitepec* cerca de Tlaxcala. Por la situación en que vivían los otomíes, los habitantes de *Teocalhueyacan* no dudaron en ofrecer ayuda a los españoles durante la guerra de conquista, a su paso por la zona en el año 1520. Desde su llegada, los españoles recibieron ayuda de los grupos indígenas antagonistas de Tenochtitlán, los más conocidos fueron los tlaxcaltecas, así como otros grupos, los cuales se aliaron a los conquistadores, ya que vieron en ello una oportunidad para quedar liberados del sometimiento de la Triple Alianza (Instituto Nacional Indigenista, 1982; López-Mora, 2005).

Poco duró la alianza de los otomíes con los españoles. Con la introducción de la encomienda y posteriormente la hacienda, los indígenas fueron despojados de sus tierras, obligados a prestar servicios personales y a pagar tributos, situación que perduró en gran medida hasta el porfiriato (Instituto Nacional Indigenista, 1982).

1.6.2. Hábitat y Distribución

La distribución actual de los otomíes abarca una extensa región del noroeste del Estado de México, gran parte de Hidalgo y algunas porciones de los estados de Guanajuato, Querétaro, Michoacán, Puebla, Veracruz, Tlaxcala (Instituto Nacional Indigenista, 1982; Barrientos-López, 2004; Lastra, 2006); también el Distrito Federal registra hablantes de otomí debido a los altos niveles de migración actuales (Barrientos-López, 2004) (figura 1.11).

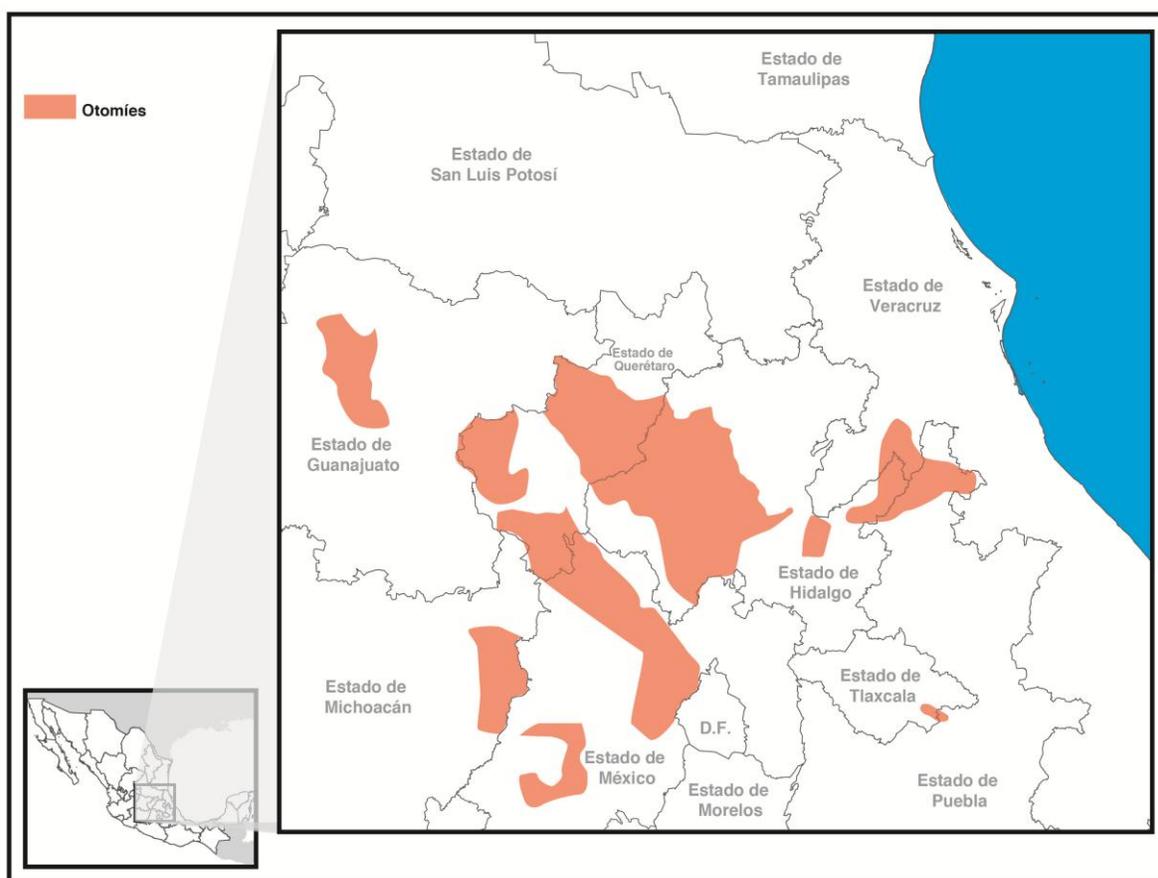


Figura 1.11. Distribución de los otomíes en México. Modificado de Serrano-Carreto *et al.* (2006).

En cuanto al Estado de México, los otomíes se encuentran dispersos en varios municipios, y según los censos oficiales aquellos donde se asienta un número

significativo de hablantes de lengua otomí son: Toluca, Temoaya, Acambay, Jiquipilco, Morelos, Oztolotepec, Lerma, Chapa de Mota, Aculco, Amanalco, Temascalcingo, Huixquilucan, Xonacatlán y Atizapán de Zaragoza. Aunque en los municipios de Zinacantepec, Timilpan y Ocoyoacac, el número de hablantes otomíes ha disminuido. No obstante, muchos habitantes de los pueblos de la región siguen considerándose otomíes aun cuando ya no hablan la lengua (Barrientos-López, 2004).

Por otro lado, existen municipios como Naucalpan, Ecatepec, Nezahualcóyotl y Tlalnepantla que albergan población otomí por efectos de la migración (Barrientos-López, 2004). Esta distribución es resultado de su historia, ya que desde hace cientos o miles de años, los otomíes han emigrado por diversos territorios (Navarrete-Linares, 2008).

De acuerdo con Soustelle (1993), en México se puede hablar de tres regiones según la elevación: las tierras calientes, las tierras templadas y las tierras frías. La mayoría de los otomíes viven en las altitudes más grandes (tierras frías) y un pequeño número vive en tierras templadas.

Las tierras frías en donde viven los otomíes se pueden subdividir en cuatro regiones:

- Sierra de las Cruces (3,000 m.s.n.m.).
- Valle de Toluca-Ixtlahuaca (2,300 a 2,700 m.s.n.m.).
- Mesetas de Hidalgo y de Querétaro junto con el valle de Laja (1,600 a 2,000 m.s.n.m.).
- La meseta de Tlaxcala (2,250 m.s.n.m.).

Las tierras frías se caracterizan por un clima subtropical de altura con una estación seca bastante prolongada, lluvias desde mayo hasta septiembre con

precipitaciones poco abundantes, temperatura media anual inferior a 20°C con fuertes diferencias de temperatura entre el día y la noche (heladas nocturnas), siendo la meseta de Ixtlahuaca las más fría de todas (Soustelle, 1993). En las partes más altas de la Sierra de las Cruces, existen bosques constituidos por pinos, madroño, encino y abeto. En las zonas más áridas la vegetación predominante es de arbustos, agaves y cactáceas (Instituto Nacional Indigenista, 1982). Es fácil cultivar maíz y maguey, mientras que solo en las tierras irrigadas crece trigo, frutas y legumbres (Soustelle, 1993). Los ríos que se encuentran en la región son el Lerma, Tejalpa, La Gavia, Santo Domingo y el Jaltepec (Instituto Nacional Indigenista, 1982).

En tanto que las tierras templadas del área otomí se subdividen en tres regiones:

- Ladera occidental de la meseta de Toluca-Michoacán (1,800 a 1,900 m.s.n.m.).
- Sierra Gorda (300 a 3,000 m.s.n.m.).
- La ladera occidental de la meseta de Hidalgo (1,000 m.s.n.m.).

Las tierras templadas en cambio, se caracterizan por una altura de 1,000 a 1,800 m.s.n.m. y temperatura media anual de entre 24 y 28°C. Se puede cultivar caña de azúcar, maíz y gran variedad de frutas (Soustelle, 1993). En el estado de Hidalgo se encuentra el río Tula, con sus afluentes el Alfayucan, San Juan, y el río Moctezuma (Instituto Nacional Indigenista, 1982).

1.6.3. Hablantes de Lengua Hñähñu

En una etapa entre el Preclásico Tardío (Protoclásico) y el Clásico Temprano (150 a.C. – 600 d.C.) se dio la separación de la lengua proto-pame en pame del norte y

pame del sur, así como la separación del proto-otomí/mazahua en otomí y mazahua (Wright, 1995).

El otomí está considerado como una lengua tonal (aquella lengua en la que el contorno de la frecuencia fundamental con el que se pronuncia cada sílaba sirve para crear contrastes fonológicos y pares mínimos; una sutil diferencia en el tono de ciertos sonidos puede cambiar radicalmente el significado), cuyas variantes dependen de su distribución geográfica (Barrientos-López, 2004). En México existen 494,480 hablantes de otomí, de los cuales 238,731 son hombres y 255,749 son mujeres. En el Estado de México viven 209,714 hablantes de otomí, siendo 102,074 hombres y 107,640 mujeres (INEGI, 2005).

1.6.4. Organización Política y Social

Los otomíes reconocen un centro del territorio comunitario al que llaman comunidad (*ar hnini*); en algunos lugares lo llaman también “el pueblo”. Esta área representa el centro simbólico religioso, ritual y de autoridad de la comunidad, pues es donde se encuentra la iglesia principal (*dänijä*), así como el santo patrono (*Dähmu* o *Nda*), que comúnmente le da nombre a la comunidad; en este espacio es común que se ubiquen las oficinas de la autoridad municipal (delegación o subdelegación), el cementerio, la primera escuela y algunos otros servicios comunitarios (Questa y Utrilla, 2006).

Las comunidades otomíes se integran en conjuntos de asentamientos semi-dispersos, es decir, no integrados en retículas urbanas; una misma comunidad otomí llega a integrarse hasta en más de diez localidades semi-dispersas. Esta unión territorial se expresa generalmente de forma ritual, como en las fiestas patronales. Si bien las viviendas de adobe aún existen en la comunidad, también muchas han sido derribadas o simplemente abandonadas por sus habitantes,

quienes han construido nuevas casas de ladrillo y monobloque al estilo urbano (Questa y Utrilla, 2006).

La herencia es preponderantemente patrilineal, los hijos heredan del padre, y las hijas heredan por mediación de sus esposos. Cuando la mujer contrae matrimonio, va a vivir temporalmente a la casa de su marido, en tanto nace el primer hijo, al nacer éste, se forma un nuevo hogar (Instituto Nacional Indigenista, 1982; Questa y Utrilla, 2006).

1.6.5. Actividades Económicas

A pesar del impacto que el proceso de industrialización ha tenido en la población otomí, la actividad agrícola sigue siendo de central importancia para las poblaciones otomianas (Barrientos-López, 2004). Las familias se desarrollan dentro de una economía de autosubsistencia, guiadas básicamente por las actividades agropecuarias, a excepción de algunas tierras irrigadas de Toluca, en general, se lleva a cabo la agricultura de temporal (Questa y Utrilla, 2006).

Las ocupaciones están repartidas de una manera muy estricta y tradicional entre los dos sexos. Los hombres se dedican a la agricultura, (excepto colocar el grano en los hoyos), la construcción de la casa, los oratorios, la cestería y la fabricación de redes para la pesca, principalmente. Las mujeres colocan el grano del maíz durante la siembra, preparan el maíz, cocinan, realizan alfarería y pesca. El hilado y tejido son actividades en las que intervienen tanto hombres como mujeres (Soustelle, 1993).

Los principales cultivos son maíz, frijol y chile; en algunas zonas se produce también trigo, avena y tomate. Las técnicas agrícolas son primitivas, se utiliza la *coa* para sembrar y la yunta de bueyes para roturar la tierra. En las zonas áridas, el principal cultivo es el maguey (*wada*), el cual proporciona materiales para la

construcción de la casa, el vestido, la fabricación de artículos artesanales y del cual se extrae el aguamiel, que al fermentarse produce el pulque (séy), bebida de consumo diario y generalizado, cuyos excedentes se venden (Instituto Nacional Indigenista, 1982; Soustelle, 1993).

Del cultivo de las milpas se obtiene, además de forraje para los animales, el maíz y el frijol necesarios no sólo para el autoconsumo de un año, sino también para la elaboración de productos alimenticios para su venta en los mercados de las ciudades de Ixtlahuaca, Toluca, México y otros centros urbanos (Barrientos-López, 2004). La cría de ganado ovino y animales de corral completa la actividad económica así como el trabajo artesanal y la extracción de materiales de construcción (Instituto Nacional Indigenista, 1982; Barrientos-López, 2004; Questa y Utrilla, 2006).

En el Estado de México los principales municipios de la economía otomí son: Jilotepec, Atlacomulco, Acambay y Temascalcingo. Cada uno ha sido tradicionalmente un centro de mercado e intercambio de productos de la región; en dichos lugares se comercializa principalmente madera (tanto para construcción como para combustión), pulque, flores, hortalizas, hierbas medicinales y animales de corral (Questa y Utrilla, 2006).

La emigración masculina es ya una práctica generalizada entre los varones, e incluso entre las mujeres, los otomíes han encontrado numerosas oportunidades de trabajo asalariado en los centros urbanos sobre todo en la industria de la construcción, el comercio informal y el servicio doméstico (Barrientos-López, 2004; Questa y Utrilla, 2006). En algunos casos es evidente el flujo de trabajadores que se emplean de lunes a viernes en algún centro urbano, y regresan el fin de semana a los pueblos del Valle de Toluca y de la Sierra de las Cruces.

Las mujeres, en particular, han mantenido un índice de emigración menor que el de los varones, debido a la necesidad de mano de obra en las labores agrícolas locales, además del cuidado de los hijos y el pastoreo (Questa y Utrilla, 2006).

Algunos pueblos de la Sierra de las Cruces han desarrollado en sus terrenos ejidales y comunales espacios de servicios al turismo, como es el caso de La Marquesa, ubicada a 5 kilómetros al norte de San Jerónimo Acazulco, del municipio de Ocoyoacac. Para los habitantes de este lugar, el turismo es la principal actividad económica (Barrientos-López, 2004). Desafortunadamente, también los hay quienes obtienen recursos a través de la mendicidad en las calles de las ciudades y en los paraderos de autobuses (Questa y Utrilla, 2006).

Los principales sitios de migración en el ámbito nacional son las ciudades de México, Querétaro, San Juan del Río, Guadalajara, Toluca; algunos centros turísticos como Puerto Vallarta, y ciertas ciudades fronterizas del norte de la república. La emigración hacia los Estados Unidos es un fenómeno reciente, consecuencia de la falta de trabajo en los centros urbanos del país, por lo que dicho fenómeno se ha incrementado entre la población otomí (Questa y Utrilla, 2006).

1.6.6. Religión

La vida ceremonial se manifiesta en el culto a los santos patronos, en los santuarios regionales y, además, en los oratorios familiares, culto que aún pervive entre los otomíes (Barrientos-López, 2004).

A lo largo de La Colonia los dioses prehispánicos fueron sustituidos por un santo con atributos similares. Actualmente la religión predominante en las comunidades indígenas es la católica; por ello, las principales fiestas de las comunidades indígenas suelen ser las de los santos patronos de cada lugar: la fiesta de la Santa

Cruz, la Semana Santa, Corpus Christi y el día de la Virgen de Guadalupe, entre las más importantes (Questa y Utrilla, 2006).

La celebración de algunas de estas fiestas se halla ligada profundamente al ciclo agrícola que se inicia el dos de febrero “Día de la Candelaria”, y que culmina con las fiestas de “Día de muertos” (Barrientos-López, 2004; Questa y Utrilla, 2006). Así los tiempos para sembrar, barbechar y cosechar están marcados en el calendario religioso. La siembra del maíz es, pues, una actividad altamente ritualizada y, al estar unida a la tierra, está vinculada a las familias que la poseen y habitan. Aun cuando la agricultura ha decaído como la actividad económica más rentable en toda la región, todavía se conserva en la mayoría de las localidades como el factor que aglutina y justifica la vida comunitaria y rural (Questa y Utrilla, 2006).

El templo principal, *dānijä*, es el centro de las actividades rituales comunitarias y, en casi todas las celebraciones, se articula con los otros espacios rituales, como las capillas de barrio, las capillas familiares, los santuarios y otros lugares sagrados. Aquí también se sitúa la principal organización religiosa tradicional, el sistema de cargos religiosos (Questa y Utrilla, 2006).

Las mayordomías, las mesas directivas y los grupos de danzantes son los encargados de organizar y planificar durante todo el año estas celebraciones. Existen desde las mayordomías cuyos cargos son numerosos y permanentes, hasta las que cambian cada año. Las más complejas, además de los mayordomos principales cuentan con fiscales y oficiales. Así también están las que sólo tiene un mayordomo o un solo fiscal. La organización interna de las mayordomías varía, algunas de ellas tienen una estructura jerárquica (Barrientos-López, 2004).

II. JUSTIFICACIÓN

En estudios previos se analizaron individuos de las poblaciones indígenas: lacandona, maya, mazahua y otomí para conocer las frecuencias de los linajes fundadores del mtDNA (Aguirre-Lara, 2007; Acuña-Alonzo, 2010; Romero-García, 2010; Sánchez Solís, 2010). Estas poblaciones forman parte de los proyectos de investigación del laboratorio de Bioquímica de la Facultad de Ciencias de la UNAM, en el que se estudia de la variación genética del DNA mitocondrial. En el presente trabajo se integraron los resultados de las cuatro tesis previas y se incrementó el número de individuos, con la finalidad de: a) aumentar la representatividad de las poblaciones y lograr una mayor comprensión de las relaciones genéticas entre ellas y con otras poblaciones mexicanas y, b) contribuir al conocimiento de la estructura poblacional de los grupos indígenas en el país. Cabe mencionar que se utilizaron métodos estadísticos distintos a los realizados en los trabajos previos buscando corroborar los resultados.

Actualmente, el significado de la transición T a C en el nucleótido 16,519 que subdivide a los haplogrupos presentes en los nativos americanos es controvertido, por esta razón, se analizó por primera vez en estas poblaciones mexicanas comparando los resultados obtenidos con otras poblaciones de México y América reportadas en la literatura, a fin de ayudar a una mejor comprensión de los mecanismos evolutivos que actúan sobre el sitio polimórfico antes mencionado.

III. OBJETIVOS

3.1. Objetivo General

Determinar las frecuencias génicas de los linajes fundadores A, B, C y D del DNA mitocondrial, y de la subdivisión de éstos A₁, A₂, B₁, B₂, C₁, C₂, D₁ y D₂ entre los actuales habitantes lacandones del estado de Chiapas, mayas de Yucatán, mazahuas y otomíes del Estado de México, para efectuar un análisis comparativo estadístico con los datos de otras poblaciones contemporáneas y antiguas de América, que permita conocer mejor las relaciones genéticas entre las poblaciones nativas americanas.

3.2. Objetivos Particulares

1. Identificar los linajes fundadores del mtDNA A, C, y D mediante análisis de restricción de los productos de PCR en individuos lacandones.
2. Identificar el linaje B por análisis electroforético en individuos lacandones.
3. Reanalizar las frecuencias de los linajes fundadores del mtDNA en las poblaciones lacandona, maya, mazahua y otomí, previamente tipificados.
4. Amplificar la región de la subdivisión de linajes fundadores del mtDNA A₁, A₂, B₁, B₂, C₁, C₂, D₁ y D₂ por PCR en individuos lacandones, mayas, mazahuas y otomíes.
5. Determinar la presencia de la subdivisión (subgrupos) de linajes fundadores en la posición 16,517 n por análisis de restricción con la enzima *Hae* III.
6. Identificar los subgrupos de linajes del mtDNA por análisis electroforético.

IV. METODOLOGÍA

4.1. Material Biológico

Muestras de frotis bucal proporcionadas amable y voluntariamente por individuos lacandones, mayas, mazahuas y otomíes, quienes fueron apropiadamente informados acerca del uso de su muestra para este proyecto.

Las colectas de muestras biológicas se realizaron en comunidades del Estado de México, Chiapas y Yucatán, conforme a lo establecido por la UNESCO en la Declaración Internacional sobre los Datos Genéticos Humanos y en el marco del respeto a las etnias y su soberanía genética. Se obtuvo el consentimiento previo, informado y voluntario de los individuos para participar en el proyecto de investigación científica del DNA mitocondrial y para que su DNA forme parte de la colección de muestras biológica del Laboratorio de Bioquímica de la Facultad de Ciencias de la UNAM.

En este estudio y en los previos realizados se mantiene la confidencialidad de los datos personales garantizando la privacidad de los participantes conforme a las normas internacionales de los datos genéticos humanos, las cuales fueron dadas a conocer en forma clara y expresa a cada individuo así como a las autoridades municipales, civiles y religiosas de las comunidades visitadas. En algunas comunidades donde sólo se habla el lenguaje nativo participaron guías y traductores del grupo en cuestión.

Los individuos fueron seleccionados al azar considerando los siguientes criterios de inclusión: reconocerse pertenecientes a un grupo indígena, hablar y/o entender

el lenguaje natal (del grupo indígena en cuestión), ser endémicos de la localidad, con padres y abuelos originarios del mismo lugar, practicar las costumbres y tradiciones culturales del grupo, no estar relacionados por vía materna.

4.1.1. Extracción de DNA

El DNA se extrajo utilizando el QIAamp DNA Blood Mini Kit de Qiagen siguiendo las recomendaciones del fabricante. La extracción fue realizada por estudiantes del taller de Antropología Molecular que realizaron sus tesis y/o servicio social en el laboratorio de Bioquímica bajo la dirección de la Dra. Angélica González Olivero o el Dr. Alfonso Torre Blanco.

La información correspondiente a los procesos de colecta, extracción y tipificación de los linajes del mtDNA se citan en las tesis de licenciatura de Aguirre-Lara (2007) (41 lacandones), Acuña-Alonzo (2010) (mayas), Romero-García (2010) (otomíes y mazahuas) y Sánchez Solís (2010) (otomíes y mazahuas). En el presente estudio se descartaron aquellas muestras a que no contenían suficiente DNA para el procedimiento molecular.

4.2. Amplificación de los Linajes del mtDNA Mediante PCR

Se identificaron los cuatro principales linajes A, B, C y D del mtDNA en 71 individuos lacandones de las localidades de Lacanjá, Naha, Bethel y Metzabok del municipio de Ocosingo en el estado de Chiapas mediante la amplificación de los segmentos específicos de cada linaje (tabla 4.1).

Se amplificaron los segmentos específicos de mtDNA que define la subdivisión de

linajes A₁, A₂, B₁, B₂, C₁, C₂, D₁ y D₂ descritos por Bailliet *et al.* (1994) en 457 individuos indígenas que incluyen 106 lacandones, 130 mayas, 132 mazahuas y 89 otomíes. La tabla 4.1 muestra los *primers* utilizados.

Tabla 4.1. *Primers* utilizados para las reacciones de amplificación del mtDNA.

Linaje y Sitio del mtDNA	Coordenadas de los <i>primers</i>	Secuencia 5' a 3'	Referencia
A <i>Hae</i> III-663	L 590-611 H 743-765	ACCTCCTCAAAGCAATACACTG GTGCTTGATGCTTGTTCCCTTTTG	Stone y Stoneking, 1993
B 8272-8289 COII/tRNA ^{Lys}	L 8196-8215 H 8295-8316	ACAGTTTCATGCCCATCGTC ATGCTAAGTTAGCTTTACAGTG	Stoneking, 1993; González-Oliver <i>et al.</i> , 2001
C <i>Hinc</i> II-13259	L 13179-13199 H 13305-13325	CGCTATCACCCTCTGTTCGC CAGATGTGCAGGAATGCTAGG	González-Oliver <i>et al.</i> , 2001
D <i>Alu</i> I-5176	L 5101-5122 H 5230-5249	TAACTACTACCGCATTCTACT AAAGCCGGTTAGCGGGGGCA	Stone y Stoneking, 1993; González-Oliver <i>et al.</i> , 2001
subgrupos <i>Hae</i> III-16517	L 16475-16495 H 18-16567	TAGCTAAAGTGAACTGTATCC GGTGATAGACCTGTGATCCAT	Bailliet <i>et al.</i> , 1994

L= cadena ligera. H= cadena pesada. Modificado de González-Oliver *et al.* (2001).

La amplificación se realizó en un volumen final de 25 μ L que contenía los reactivos indicados en la tabla 4.2.

Tabla 4.2. Reactivos y concentraciones utilizadas para las amplificaciones del mtDNA por PCR.

Reactivos	Concentración final	Volumen final en 25 μ L
Amortiguador 10X	1X	2.5
dNTP's 10 mM	800 μ M c/u	2.0
MgCl ₂ 50 mM	1.5 mM	0.75
<i>Primer forward</i> 10 μ M	0.1 μ M	0.25
<i>Primer reverse</i> 10 μ M	0.1 μ M	0.25
Platinum-Taq 5 U	0.5 U	0.1
dH ₂ O	-----	17.15
DNA	-----	2.0

μ L = microlitros, mM = milimolar, μ M = micromolar, U = unidades de enzima

Los programas de amplificación fueron específicos para cada linaje y se realizaron en el termociclador Eppendorf Master Cycler Gradient modelo AG22331. Las condiciones se describen en la tabla 4.3. Todos los programas de amplificación constaron de 40 ciclos, cada ciclo integrado por las fases de desnaturalización, alineación y elongación (Saiki *et al.*, 1985).

Tabla 4.3. Condiciones de temperatura y tiempo de cada programa utilizado.

Fase	A	B	C	D	subgrupos
Desnaturalización inicial	94°C 2'	94°C 2'	94°C 2'	94°C 2'	94°C 2'
Desnaturalización	94°C 1'	94°C 1'	94°C 1'	94°C 1'	94°C 1'
Alineación	63°C 1'	52°C 1'	60°C 1'	55°C 1'	53°C 1'
Elongación	72°C 1'	72°C 1'	72°C 1'	72°C 1'	72°C 1'
Elongación final	72°C 7'	72°C 7'	72°C 7'	72°C 7'	72°C 7'

Las fases sombreadas se repiten 40 ciclos. Modificado de González-Oliver (2001).

En cada PCR realizado se incluyeron controles negativos de amplificación que contenía todos los reactivos excepto DNA, como control de contaminación de los reactivos de PCR y del proceso mismo.

4.3. Análisis Electroforético

Los productos de PCR de los linajes fundadores A, C, D y de los subgrupos de linajes A₁, A₂, B₁, B₂, C₁, C₂, D₁ y D₂ se analizaron en geles de poliacrilamida al 12%. El linaje B en geles al 14%, utilizando amortiguador Tris-Borato-EDTA (TBE 1X) (Sambrook y Russell, 2001). En los geles se colocó un volumen de 4 μ L del DNA amplificado de cada muestra. Para determinar el tamaño de los productos se utilizó 1.5 μ L del marcador de tamaño molecular ϕ -X174 cortado con la enzima

Hae III. Las electroforesis se corrieron a 170 volts durante una hora, excepto el linaje B que se realizó a 120 volts durante tres horas. Los geles fueron teñidos en solución de 0.5 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ de bromuro de etidio durante cinco minutos en agitación constante. Finalmente los productos de PCR fueron visualizados en un transiluminador con radiación UV.

4.4. Análisis de Restricción

Seis μL del producto amplificado por PCR de los linajes A, C, D y de los ocho subgrupos fueron incubados con cinco unidades de la enzima de restricción específica de cada linaje (*Hae* III, *Hinc* II y *Alu* I respectivamente), y la enzima *Hae* III para todos los subgrupos (tabla 4.4 y 4.5).

Tabla 4.4. Sitios y enzimas de reconocimiento característicos de los linajes y subgrupos del mtDNA en nativos americanos.

Linaje y Enzima	Secuencia estándar 5'→3'	Secuencia mutada 5'→3'	Secuencia reconocida por la enzima	Tipo de mutación
A <i>Hae</i> III	TAGCCT	TGCCT	GG↓CC	+
B	CCCCCTCTACCCCTCTA	CCCCCTCTA	-----	Delección
C <i>Hinc</i> II	GTCAACT	GTCAGCT	GTPy↓PuAC	-
D <i>Alu</i> I	AAGCTA	AAGATA	AG↓CT	-
A ₁ , A ₂ , B ₁ , B ₂ , C ₁ , C ₂ , D ₁ y D ₂ <i>Hae</i> III	AGGGTC	AGGGCC	GG↓CC	+ = 1 - = 2

En rojo se resalta la base que cambia de la secuencia estándar a la secuencia mutada. La secuencia estándar muestra dos copias de 9 pb, el linaje B se define por la delección de una de éstas. Los subgrupos se clasifican en 1 y 2 de acuerdo a la presencia o ausencia del sitio de corte. ↓ = Sitio de corte de la enzima. + = ganancia de un sitio de corte. - = pérdida de un sitio de corte. Py = Pirimidina. Pu = Purina.

El tiempo de restricción fue de 12 a 24 horas a una temperatura de 37°C. Los productos de la digestión se analizaron en geles de poliacrilamida al 12% de

acuerdo al método descrito anteriormente. Los tamaños de los fragmentos de restricción se indican en la tabla 4.5.

Tabla 4.5. Tamaño de los productos de PCR y de los fragmentos de restricción.

Haplogrupo	Enzima de restricción	Tamaño del producto (pb)	Tamaño de los fragmentos de restricción (pb)
A	<i>Hae</i> III	176	101/75
B	-----	112-121	-----
C	<i>Hinc</i> II	147	83/64
D	<i>Alu</i> I	149	72/77
subgrupos	<i>Hae</i> III	113	69/44

Modificado de González-Oliver (2001).

4.5. Análisis Estadístico de las Frecuencias de los Linajes y Subgrupos del mtDNA en las Poblaciones Estudiadas

En todos los análisis estadísticos realizados se excluyeron a los individuos agrupados con el nombre de “Otro”.

Se llevó a cabo un reanálisis de datos de las frecuencias de los linajes del mtDNA en 468 individuos que incluyó 66 lacandones tipificados en este trabajo más 41 anteriormente identificados, 130 mayas, 132 mazahuas y 99 otomíes (Aguirre-Lara, 2007; Acuña-Alonzo, 2010; Sánchez-Solís, 2010 y Romero-García, 2010).

Se tipificaron 106 lacandones, 130 mayas, 132 mazahuas y 89 otomíes (un total de 457 individuos) para los subgrupos del mtDNA.

4.5.1. Prueba Estadística de Ji Cuadrada (χ^2)

Se realizó el análisis estadístico de χ^2 utilizando las frecuencias de los linajes fundadores del mtDNA para comparar las cuatro poblaciones de este estudio, y con otras poblaciones de México citadas en la bibliografía. Las variables usadas se muestran en la tabla 4.6.

Tabla 4.6. Valores utilizados en la prueba de χ^2 .

χ^2 ajustada (valor crítico)	7.815
Grados de libertad	3
Nivel de confianza	95%
Nivel de significación (α)	0.05

Se utilizó la prueba de χ^2 para comparar a los subgrupos del mtDNA en pares (A_1 vs A_2 , B_1 vs B_2 , C_1 vs C_2 y D_1 vs D_2) en 19 poblaciones indígenas mexicanas que incluyeron: 4 de este estudio, 14 analizadas por Peñaloza-Espinosa *et al.* (2007), y 1 maya por Torroni *et al.* (1992, 1993a), y así determinar la diferencia estadística entre los subgrupos. Las variables usadas se muestran en la tabla 4.7.

Tabla 4.7. Valores utilizados en la prueba de χ^2 .

χ^2 ajustada (valor crítico)	28.869
Grados de libertad	18
Nivel de confianza	95%
Nivel de significación (α)	0.05

4.5.2. Análisis de Componentes Principales (ACP)

Se realizó un análisis de componentes principales utilizando las frecuencias de los linajes fundadores del mtDNA con las cuatro poblaciones indígenas estudiadas, y trece mexicanas citadas en la literatura con el fin de representar gráficamente el

grado de correlación o semejanza entre las poblaciones basada en las frecuencias de los haplogrupos del mtDNA. Para ello se utilizó el complemento de análisis estadístico XLSTAT versión 2011 del programa Microsoft Office Excel 2010 (Addinsoft, 2011). Las frecuencias se normalizaron con la siguiente fórmula:

$$Z = \frac{(x_i - \bar{x})}{S}$$

Donde:

Z = Frecuencia normalizada

x_i = Cada una de las frecuencias

–

\bar{x} = Media de las puntuaciones de la población

S = Desviación estándar de la población

4.5.3. Análisis de Genética de Poblaciones

Se efectuó un análisis molecular de la varianza (AMOVA) y se obtuvieron los valores de *Fst* con el programa Arlequin versión 3.0 (Excoffier, Laval y Schneider, 2005). Utilizando la clasificación lingüística de Álvarez (2005) como variable de agrupación, formando tres grupos, integrados a partir de los troncos lingüísticos a los que pertenecen las poblaciones analizadas: Maya, Otomangue y Yuto-azteca, lo que permitió realizar un análisis jerárquico.

Se elaboró un dendrograma *UPGMA* a partir de la matriz de *Fst*, utilizando el programa STATÍSTICA 7.0 (StatSoft, 2004) para determinar las relaciones genéticas entre las poblaciones (dendrograma I).

Se construyó un dendrograma de tipo *UPGMA* (*Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean*) a partir de las distancias genéticas de Nei (1972), con el programa TFPGA (*Tools For Population Genetic Analyses*) versión 1.3 (Miller,

1997, a fin de alcanzar una mayor resolución respecto a la relaciones genéticas entre las poblaciones.

4.5.4. Comparación de las Frecuencias de Subgrupos del mtDNA en Poblaciones de América

Las frecuencias de los subgrupos de las poblaciones estudiadas se compararon con 15 poblaciones mexicanas y 19 americanas analizadas por Peñaloza-Espinosa *et al.* (2007), Torroni *et al.* (1992, 1993a), Kolman y Bermingham (1997). Se sumaron las frecuencias de cada subgrupo de todas las poblaciones comparadas para determinar los subgrupos más frecuentes en México y América.

V. RESULTADOS

5.1. Haplogrupos Fundadores

Se tipificaron 71 individuos lacandones del estado de Chiapas para los cuatro linajes A, B, C y D del mtDNA. Sesenta y cinco individuos mostraron alguno de los cuatro linajes, y un individuo no perteneció a ninguno de estos por lo que se clasificó como “Otro”. Cinco individuos fueron excluidos, cuatro porque estaban emparentados y uno porque no amplificó.

La tabla 5.1 muestra los resultados de las frecuencias de los haplogrupos fundadores en 468 individuos que pertenecen a las 4 poblaciones estudiadas. Las poblaciones lacandona, maya y otomí se caracterizaron por una alta frecuencia del linaje A, 91.6%, 75.4% y 57.6% respectivamente. La población mazahua presentó frecuencias similares entre los linaje A (32.6%) y B (38.6%).

Tabla 5.1. Frecuencias de los linajes fundadores en las poblaciones analizadas (%).

Población	Estado	n	A	B	C	D	Otro
Lacandona	Chiapas	107	91.6	1.9	1.9	3.7	0.9
Maya	Yucatán	130	75.4	9.2	12.3	3.1	0.0
Mazahua	Estado de México	132	32.6	38.6	12.9	15.9	0.0
Otomí	Estado de México	99	57.6	16.2	14.1	2.0	10.1
Total*		468	63.2	17.3	10.5	6.6	2.4

* Porcentajes obtenidos de todos los individuos pertenecientes a cada linaje entre n total.

La representación gráfica de las frecuencias obtenidas de los linajes fundadores en las cuatro poblaciones estudiadas se muestra en la figura 5.1.

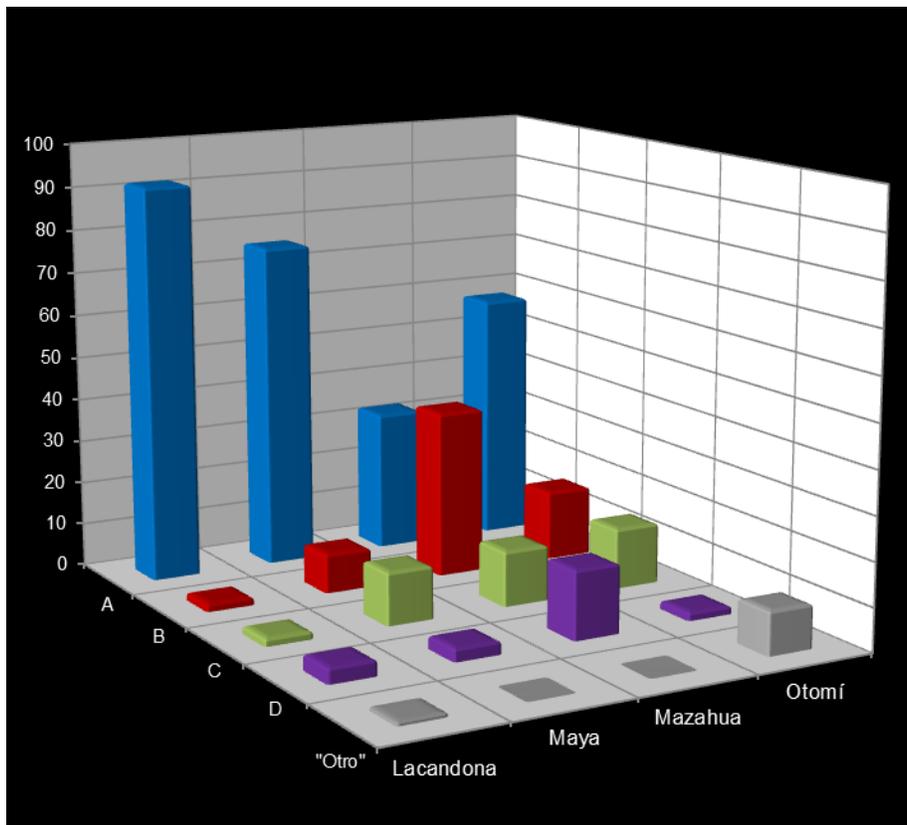


Figura 5.1. Representación gráfica en tercera dimensión de las frecuencias de los haplogrupos o linajes mitocondriales en las poblaciones analizadas.

La tabla 5.2 presenta las frecuencias de los linajes fundadores del mtDNA en poblaciones indígenas contemporáneas y antiguas de México incluyendo las poblaciones de este estudio.

Las poblaciones nahua de Zitlala (100%), lacandona (91.6%), y maya prehispánica de Xcaret (84%) presentaron una mayor frecuencia del linaje A en relación a las otras poblaciones de México.

El linaje B mostró las frecuencias más altas en las poblaciones nahuas de Necoxtla (52%), Atocpan (40%), y mazahua (38.6%). En estos grupos la frecuencia del linaje B fue mayor que la del linaje A.

El linaje C presentó los valores más elevados en las poblaciones nahua de Ixhuatlancillo (30%), otomí de Hidalgo (29.4%) y nahua de Atocpan (18%).

Las poblaciones nahua de Ixhuatlancillo (20%), azteca 1 de Kemp *et al.* (2005) (17.4%), y la mazahua (15.9%) mostraron las frecuencias más altas del linaje D.

Tabla 5.2. Frecuencias de los linajes fundadores en poblaciones indígenas mexicanas (%).

Población	Ubicación	n	A	B	C	D	Otro	Referencia
Lacandona	Chiapas	107	91.6	1.9	1.9	3.7	0.9	Este estudio ¹
Maya	Yucatán 1	130	75.4	9.2	12.3	3.1	0.0	Este estudio ²
Mazahua	Edo. Méx	132	32.6	38.6	12.9	15.9	0.0	Este estudio ³
Otomí	Edo. Méx	99	57.6	16.2	14.1	2.0	10.1	Este estudio ⁴
Azteca 1	Tlatelolco, D.F.	23	65.2	13.0	4.3	17.4	0.0	Kemp <i>et al.</i> , 2005
Azteca 2	Tlatelolco, D.F.	14	57.1	21.4	7.1	14.3	0.0	De la Cruz <i>et al.</i> , 2008
Maya	Campeche	52	61.5	17.3	15.4	5.8	0.0	Sandoval <i>et al.</i> , 2009
Maya (p)	Xcaret, Quintana Roo	25	84.0	4.0	8.0	0.0	4.0	González-Oliver <i>et al.</i> , 2001
Maya (c)	Xcaret, Quintana Roo	24	66.6	4.2	16.7	12.5	0.0	Torre-Blanco, A. comunicación personal, 17 de marzo de 2008
Maya	Yucatán 2	27	51.9	22.2	14.8	7.4	3.7	Torróni <i>et al.</i> , 1992
Nahua	Atocpan D.F.	50	38.0	40.0	18.0	4.0	0.0	Kemp <i>et al.</i> , 2010
Nahua	Cuetzalan, Puebla	46	63.0	19.6	15.2	2.2	0.0	Kemp <i>et al.</i> , 2010
Nahua	Ixhuatlancillo, Veracruz	10	40.0	10.0	30.0	20.0	0.0	Sandoval <i>et al.</i> , 2009
Nahua	Necoxtla, Veracruz	25	48.0	52.0	0.0	0.0	0.0	Sandoval <i>et al.</i> , 2009
Nahua	Xochimilco, D.F.	35	77.1	14.3	8.6	0.0	0.0	Sandoval <i>et al.</i> , 2009
Nahua	Zitlala, Guerrero	14	100.0	0.0	0.0	0.0	0.0	Sandoval <i>et al.</i> , 2009
Otomí	Hidalgo	68	39.7	25.0	29.4	5.9	0.0	Sandoval <i>et al.</i> , 2009

Resaltadas en el recuadro rojo punteado las poblaciones analizadas en este estudio e incluye los resultados de ¹Aguirre-Lara, 2007; ²Acuña-Alonzo, 2010; ³Romero-García, 2010; ⁴Sánchez-Solis, 2010. Edo. Méx = Estado de México. Maya de Xcaret c = colonial y p = prehispánica.

La figura 5.2 muestra las frecuencias de haplogrupos del mtDNA y la ubicación geográfica de las poblaciones mexicanas.

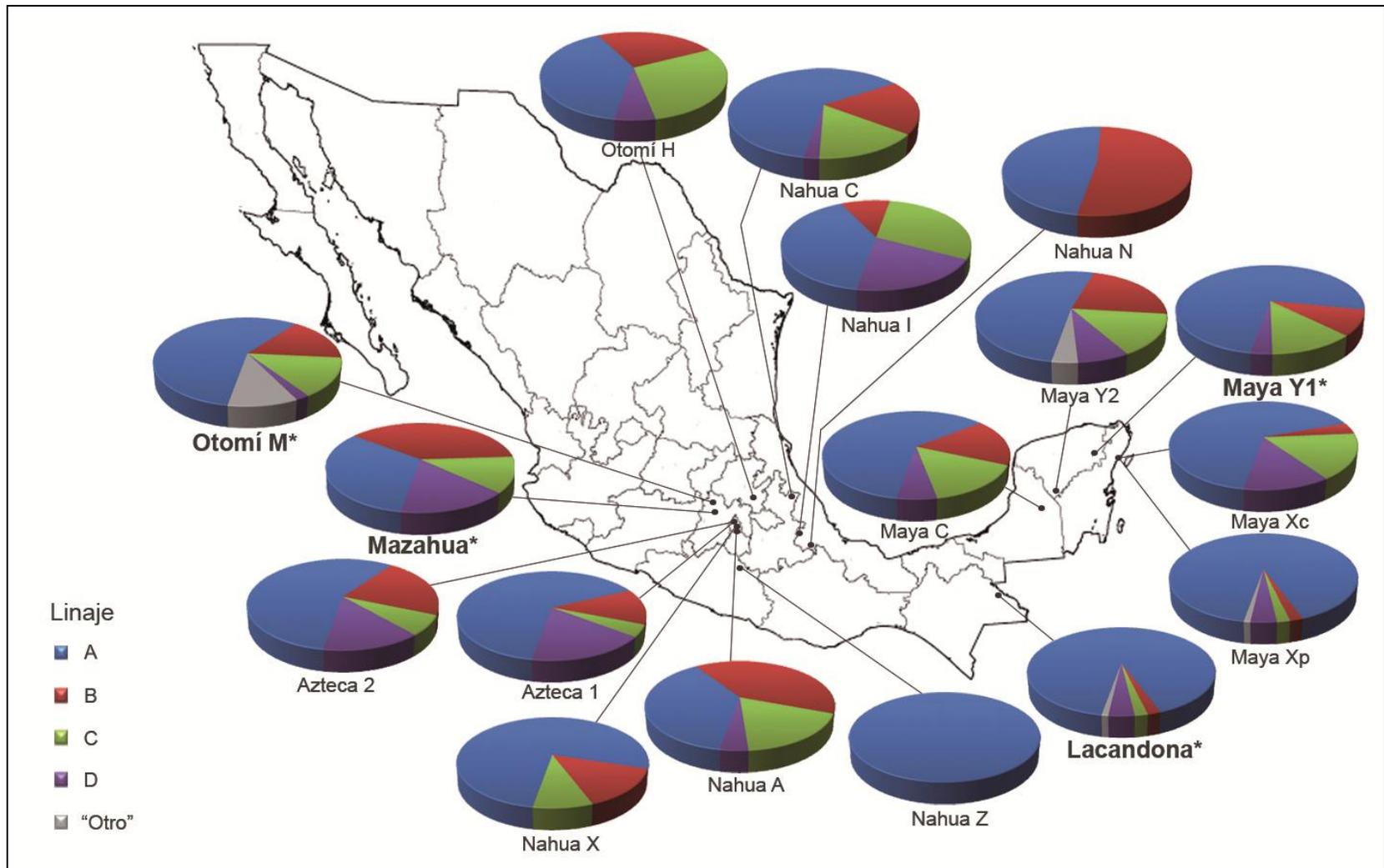


Figura 5.2. Localización geográfica de las poblaciones indígenas mexicanas analizadas y la representación gráfica de sus frecuencias de haplogrupos. Azteca y Maya Y (Yucatán) enumerados de acuerdo con la tabla 5.2; Maya C = maya de Campeche; Maya Xp y Maya Xc = maya de Xcaret prehispánica y colonial, respectivamente; Otomí M = otomí del Estado de México; Otomí H = otomí de Hidalgo. Respecto a los nahuas: A = Atocpan, C = Cuetzalan, I = Ixhuatlancillo, N = Necoxtla, X = Xochimilco y Z = Zitlala. En negritas y con asterisco las poblaciones pertenecientes a este estudio.

5.1.1. Prueba Estadística de Ji Cuadrada

El análisis estadístico de *Ji* cuadrada (X^2) utilizado para comparar las frecuencias de los linajes del mtDNA de las cuatro poblaciones estudiadas con otras poblaciones indígenas mexicanas mostró que las poblaciones de este estudio fueron estadísticamente diferentes entre sí. La tabla 5.3 muestra los valores de probabilidad (p), en verde de las poblaciones que no son estadísticamente diferentes. La población lacandona no presentó diferencias estadísticas con las poblaciones maya prehispánica de Xcaret, y la nahua de Zitlala. La mazahua no mostró diferencias estadísticas con la azteca 2 de Tlatelolco, la maya de Yucatán 2 y las nahuas de Atocpan y de Ixhuatlancillo. Por otra parte, la población maya de Yucatán 1 y la otomí del Estado de México fueron estadísticamente diferentes a la azteca 1 de Tlatelolco, a la nahua de Atocpan, Ixhuatlancillo y Necoxtla, y a la otomí de Hidalgo.

Tabla 5.3. Valores de probabilidad del análisis de X^2 en las poblaciones indígenas mexicanas.

Pob	Lc	MyY1	MyY2	MyC	MyXc	MyXp	Az1	Az2	NA	NC	NI	NN	NX	NZ	Mz	OtM	OtH
Lc	1.0000	0.0013	0.0000	0.0000	0.0029	0.2569	0.0032	0.0006	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0037	0.7693	0.0000	0.0000	0.0000
MyY1	0.0013	1.0000	0.0954	0.2546	0.1662	0.5698	0.0251	0.0907	0.0000	0.2534	0.0190	0.0000	0.5506	0.2185	0.0000	0.0087	0.0000
MyY2	0.0000	0.0954	1.0000	0.9024	0.2803	0.0558	0.3435	0.8208	0.4021	0.6712	0.4419	0.0788	0.4849	0.0429	0.1516	0.5069	0.4869
MyC	0.0000	0.2546	0.9024	1.0000	0.3643	0.1246	0.2465	0.6273	0.0524	0.8375	0.2547	0.0048	0.3009	0.0520	0.0011	0.7550	0.1047
MyXc	0.0029	0.1662	0.2803	0.3643	1.0000	0.2268	0.3986	0.3531	0.0077	0.1320	0.5436	0.0005	0.0782	0.1160	0.0031	0.7456	0.0318
MyXp	0.2569	0.5698	0.0558	0.1246	0.2268	1.0000	0.0973	0.0714	0.0008	0.1688	0.0220	0.0021	0.6544	0.5934	0.0000	0.1595	0.0014
Az1	0.0032	0.0251	0.3435	0.2465	0.3986	0.0973	1.0000	0.8858	0.0084	0.0769	0.2007	0.0092	0.0809	0.1017	0.0146	0.0198	0.0128
Az2	0.0006	0.0907	0.8208	0.6273	0.3531	0.0714	0.8858	1.0000	0.1971	0.2894	0.4330	0.0563	0.1167	0.0542	0.3131	0.1533	0.2351
NA	0.0000	0.0000	0.4021	0.0524	0.0077	0.0008	0.0084	0.1971	1.0000	0.0827	0.1140	0.1417	0.0083	0.0010	0.1670	0.0154	0.2820
NC	0.0000	0.2534	0.6712	0.8375	0.1320	0.1688	0.0769	0.2894	0.0827	1.0000	0.0707	0.0191	0.6587	0.0747	0.0007	0.9969	0.0861
NI	0.0000	0.0190	0.4419	0.2547	0.5436	0.0220	0.2007	0.4330	0.1140	0.0707	1.0000	0.0132	0.2267	0.0384	0.2340	0.0261	0.3750
NN	0.0000	0.0000	0.0788	0.0048	0.0005	0.0021	0.0092	0.0563	0.1417	0.0191	0.0132	1.0000	0.0119	0.0122	0.0228	0.0026	0.0041
NX	0.0037	0.5506	0.4849	0.3009	0.0782	0.6544	0.0809	0.1167	0.0083	0.6587	0.2267	0.0119	1.0000	0.2811	0.0000	0.4638	0.0029
NZ	0.7693	0.2185	0.0429	0.0520	0.1160	0.5934	0.1017	0.0542	0.0010	0.0747	0.0384	0.0122	0.2811	1.0000	0.0000	0.0628	0.0007
Mz	0.0000	0.0000	0.1516	0.0011	0.0031	0.0000	0.0146	0.3131	0.1670	0.0007	0.2340	0.0228	0.0000	0.0000	1.0000	0.0000	0.0039
OtM	0.0000	0.0087	0.5069	0.7550	0.7456	0.1595	0.0198	0.1533	0.0154	0.9969	0.0261	0.0026	0.4638	0.0628	0.0000	1.0000	0.0200
OtH	0.0000	0.0000	0.4869	0.1047	0.0318	0.0014	0.0128	0.2351	0.2820	0.0861	0.3750	0.0041	0.0029	0.0007	0.0039	0.0200	1.0000

En verde los valores que no presentan diferencias estadísticas, $p \geq 0.05$. Lc = lacandona, MyY = maya de Yucatán, Mz = mazahua, OtM= otomí del Estado de México, Az = azteca, MyC = maya de Campeche, MyXc = maya colonial de Xcaret, MyXp = maya prehispánica de Xcaret, NA = nahua de Atocpan, NC = nahua de Cuetzalan, NI = nahua de Ixhuatlancillo, NN = nahua de Necoxtla, NX = nahua de Xochimilco, Nz = nahua de Zitlala. Aztecas y mayas de Yucatán enumeradas de acuerdo con la tabla 5.2.

5.1.2. Análisis de Componentes Principales

La tabla 5.4 muestra los resultados del ACP de los valores propios de los factores F1, F2 y F3 derivados de las cuatro variables (haplogrupos mtDNA), el porcentaje de variabilidad de cada factor, y el correspondiente acumulado de éstos. Los factores 1 y 2 reúnen 83.97% de la variabilidad, por lo que el gráfico en dos dimensiones tiene un alto nivel de confiabilidad.

Tabla 5.4. Valores propios de los factores del ACP.

	F1	F2	F3
Valor propio	2.233	1.125	0.641
Variabilidad (%)	55.835	28.132	16.033
Porcentaje acumulado	55.835	83.967	100.000

La figura 5.3 corresponde a la gráfica de ACP en dos dimensiones, en la que se observa lo siguiente:

- Se distingue una relación cercana entre las poblaciones maya de Yucatán 2, Campeche y Azteca 2.
- Se aprecia una relación cercana entre los grupos nahua de Cuetzalan y otomí del Estado de México.
- Existe cercanía entre las poblaciones mayas de Yucatán 1, prehispánica de Xcaret, lacandona de Chiapas, y las nahuas de Xochimilco y Zitlala.
- Los grupos maya colonial de Xcaret y azteca 1 se ubicaron cercanamente.
- Se observa una relación cercana entre las poblaciones mazahua del Estado de México, nahua de Atocpan y otomí de Hidalgo.
- Las poblaciones nahuas de Ixhuatlancillo y de Necoxtla no están relacionadas entre sí, ni con ninguna otra población.

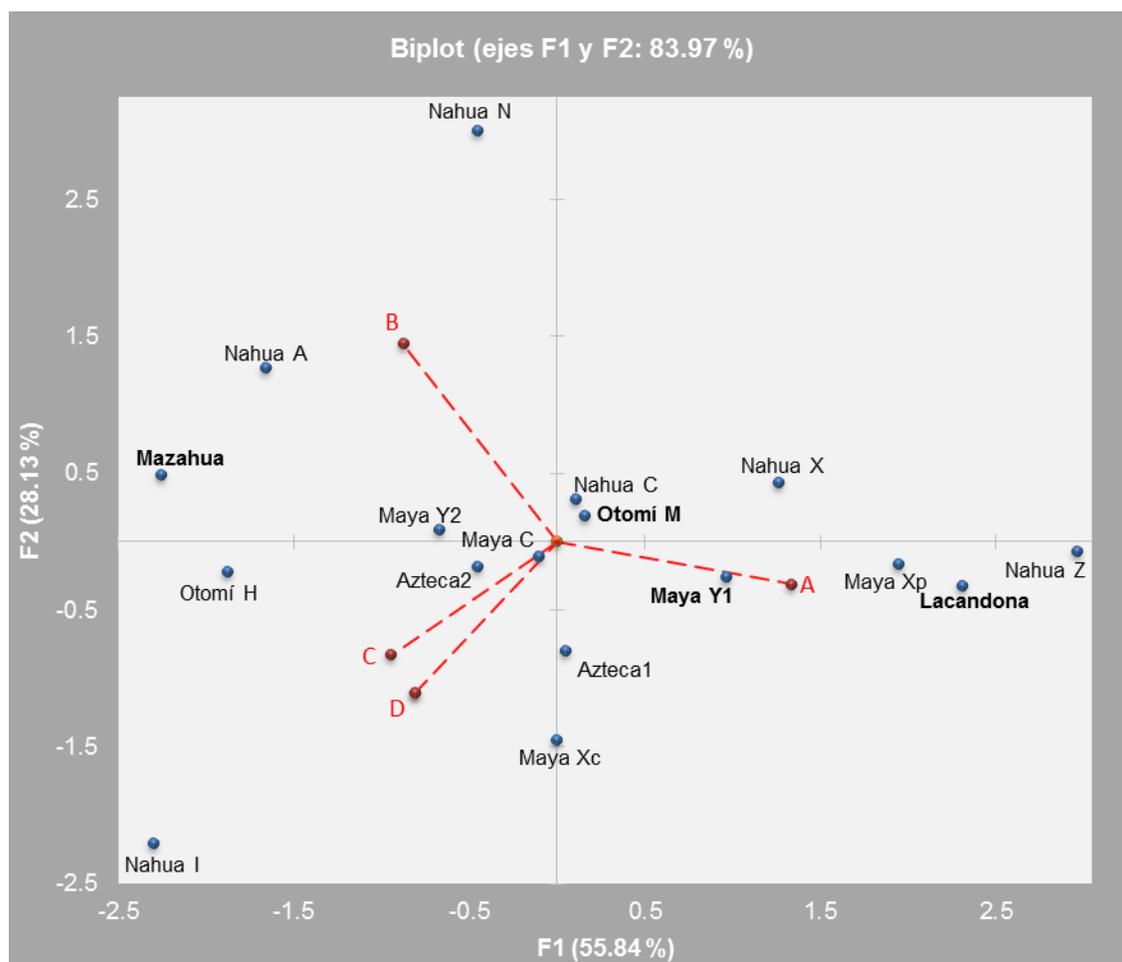


Figura 5.3. Gráfica de componentes principales de 17 poblaciones indígenas contemporáneas y antiguas de México. En negritas las poblaciones de este estudio. Aztecas y mayas de Yucatán enumeradas de acuerdo con la tabla 5.2. En los grupos mayas: C = Campeche, Xp y Xc = prehispánica y colonial de Xcaret, respectivamente, Y = Yucatán; Otomí M y H = otomí del Estado de México y de Hidalgo, respectivamente. En los grupos nahuas: A = Atocpan, C = Cuetzalan, I = Ixhuatlancillo, N = Necoxtla, X = Xochimilco y Z = Zitlala.

5.1.3. Análisis de Genética de Poblaciones

Los resultados de *AMOVA* (Tabla 5.5) muestran que el mayor porcentaje de variación genética ocurre dentro de las poblaciones (87.05%), en tanto que entre los grupos (6.09%) y entre las poblaciones (6.86%) es mucho más bajo.

Tabla 5.5. Análisis Molecular de la Varianza.

Fuente de Variación	Grados de Libertad	Suma de Cuadrados	Componentes de la Varianza	Porcentaje de Variación
Entre Grupos	2	13.446	0.01765 Va	6.09
Entre poblaciones dentro de grupos	14	16.265	0.01991 Vb	6.86
Dentro de poblaciones	851	214.799	0.25241 Vb	87.05
Total	867	244.51	0.28997	
Índice de Fijación FSC: 0.07310				
Índice de Fijación FST: 0.12953				
Índice de Fijación FCT: 0.06088				
Vc y FST: P = 0				
Vb y FSC: P = 0				
Va y FCT: P = 0.05670+-0.00804				
1023 permutaciones p<0.05				

En la tabla 5.6 se indican los resultados de diversidad molecular de las poblaciones analizadas.

Tabla 5.6. Diversidad molecular.

Población	<i>Fst</i>	Heterocigosis	*Heterocigosis TFPGA
Lacandona	0.12721	0.1445 ±0.0460	0.1431
Maya Y1	0.11761	0.4103 ±0.0496	0.4071
Mazahua	0.10686	0.7081 ±0.0180	0.7027
Otomí M	0.11306	0.5383 ±0.0495	0.5323
Azteca 1	0.11331	0.5494 ±0.1045	0.5255
Azteca 2	0.11052	0.6484 ±0.1163	0.6020
Maya C	0.11190	0.5754 ±0.0642	0.5643
Maya Xc	0.11386	0.5326 ±0.1048	0.5104
Maya Xp	0.12421	0.2355 ±0.1093	0.2257
Maya Y2	0.10961	0.6523 ±0.0753	0.6272
Nahua A	0.10836	0.6751 ±0.0314	0.6616
Nahua C	0.11276	0.5527 ±0.0674	0.5406
Nahua I	0.10696	0.7778 ±0.0907	0.7000
Nahua N	0.11426	0.5200 ±0.0299	0.4992
Nahua X	0.11870	0.3882 ±0.0932	0.3771
Nahua Z	0.13242	0.0000 ±0.0000	0.0000
Otomí H	0.10733	0.7002 ±0.0232	0.6899

Heterocigosis promedio=0.5064

*Heterocigosis promedio=0.5634

En la tabla 5.7 se muestra la matriz de distancias a partir de las F_{st} , se observan varios valores negativos, los cuales indican que las poblaciones presentan un alto grado de similitud con estos marcadores (haplogrupos mitocondriales).

En el dendograma I *UPGMA* obtenido a partir de la matriz de F_{st} (figura 5.4) se observa que no hay diferencia genética entre la población lacandona y la nahua de Zitlala, así como tampoco entre la maya de Yucatán 1, la maya de Xcaret colonial, la otomí del estado de México, la azteca 2 y la maya de Campeche; lo mismo ocurre entre la maya de Xcaret prehispánica y la nahua de Xochimilco y entre la nahua de Ixhuatlancillo y la otomí de Hidalgo.

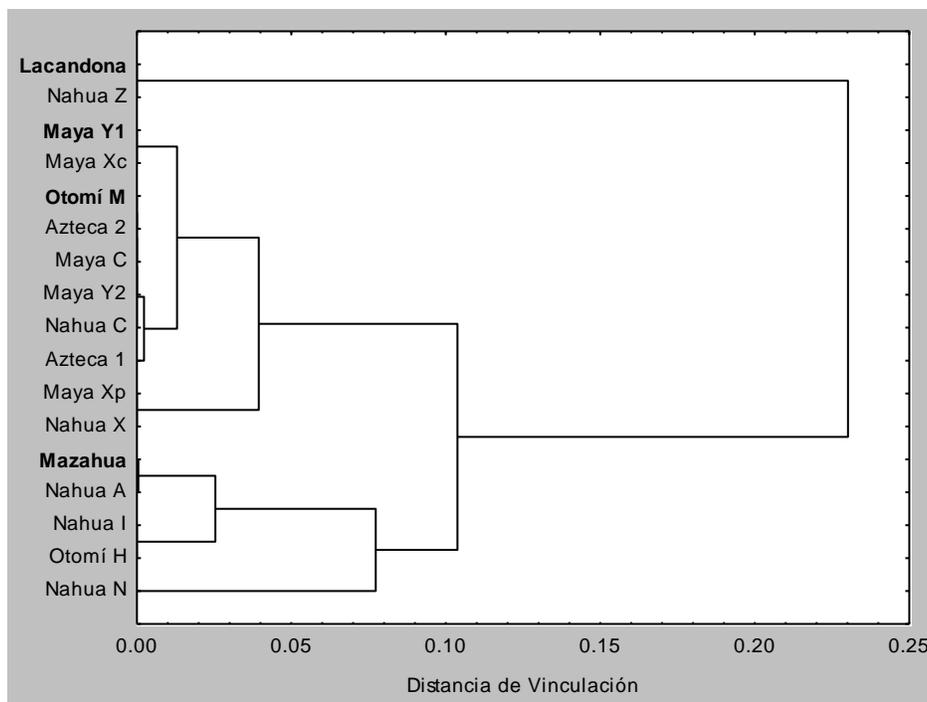


Figura 5.4. Dendrograma I *UPGMA* construido a partir de la matriz de distancia F_{st} . En negritas las poblaciones de este estudio. Aztecas y mayas de Yucatán enumeradas de acuerdo con la tabla 5.2. Maya C = maya de Campeche; Maya Xp y Maya Xc = maya prehispánica y colonial de Xcaret, respectivamente; Maya Y = maya de Yucatán; Otomí M y H = otomí del Estado de México y de Hidalgo, respectivamente. Respecto a los nahuas, A = Atocpan, C = Cuetzalan, I = Ixhuatlancillo, N = Necoxtla, X = Xochimilco y Z = Zitlala.

Tabla 5.7. Matriz de distancia *Fst*.

	Lc	MyY1	Mz	OtM	Az1	Az2	MyC	MyXc	MyXp	MyY2	NA	NC	NI	NN	NX	NZ	OtH
Lc	0.0000																
MyY1	0.0650	0.0000															
Mz	0.3592	0.1986	0.0000														
OtM	0.1555	0.0139	0.1044	0.0000													
Az1	0.1803	0.0189	0.0954	0.0082	0.0000												
Az2	0.2864	0.0327	0.0263	-0.0164	-0.0465	0.0000											
MyC	0.1853	0.0162	0.0835	-0.0137	-0.0060	-0.0313	0.0000										
MyXc	0.1664	-0.0003	0.1302	0.0018	-0.0192	-0.0148	-0.0087	0.0000									
MyXp	0.0010	0.0011	0.2462	0.0546	0.0674	0.1140	0.0641	0.0424	0.0000								
MyY2	0.2945	0.0506	0.0309	-0.0108	-0.0041	-0.0475	-0.0213	0.0059	0.1202	0.0000							
NA	0.4225	0.1884	0.0005	0.0776	0.1010	0.0236	0.0626	0.1246	0.2473	0.0124	0.0000						
NC	0.1927	0.0151	0.0880	-0.0164	0.0034	-0.0254	-0.0190	0.0012	0.0636	-0.0197	0.0608	0.0000					
NI	0.4847	0.1375	0.0285	0.0457	0.0335	-0.0161	0.0171	0.0104	0.2517	-0.0164	0.0332	0.0360	0.0000				
NN	0.5065	0.2288	0.0364	0.1154	0.1366	0.0539	0.1063	0.2006	0.3214	0.0567	0.0165	0.0983	0.1631	0.0000			
NX	0.0830	-0.0119	0.1694	0.0044	0.0151	0.0210	0.0092	0.0133	-0.0030	0.0376	0.1538	0.0034	0.1496	0.1874	0.0000		
NZ	-0.0101	0.0696	0.3159	0.1363	0.1589	0.2436	0.1512	0.1475	0.0237	0.2247	0.3317	0.1560	0.4118	0.4273	0.0846	0.0000	
OtH	0.3561	0.1436	0.0311	0.0533	0.0810	0.0204	0.0382	0.0705	0.1979	0.0028	0.0088	0.0416	-0.0282	0.0931	0.1268	0.2841	0.0000

El valor de distancia es de 0 a 1, donde 0 = identidad y 1 = mayor diferencia. Lc = lacandona, MyY = maya de Yucatán, Mz = mazahua, OtM = otomí del Estado de México, Az = azteca, MyC = maya de Campeche, MyXp = maya prehispánica de Xcaret, MyXc = maya colonial de Xcaret, NA = nahua de Atocpan, NC = nahua de Cuetzalan, NI = nahua de Ixhuatlancillo, NN = nahua de Necoxtla, NX = nahua de Xochimilco, Nz = nahua de Zitlala. Aztecas y mayas enumeradas de acuerdo con la tabla 5.2.

En el análisis con el programa TFPGA los índices de fijación por Haplogrupo fueron: A = 0.1705, B= 0.1139, C =0.0339, D = 0.0394. En todos los alelos F_{st} = 0.1144.

La matriz de distancias génicas de Nei (1972) realizada con TFPGA muestra que las poblaciones otomí del Estado de México y nahua de Cuetzalan presentaron la menor distancia génica (0.0004) (tabla 5.8). Estas poblaciones mostraron distancias pequeñas (0.0015 y 0.0019 respectivamente) con la maya de Campeche, así como la lacandona con nahua de Zitlala (0.0012).

Las que presentan la mayor distancia génica son la Nahua de Zitlala y Lacandona comparadas con la Mazahua (0.5151 y 0.4654, respectivamente).

Tabla 5.8. Matriz de Distancias Génicas de Nei (1972).

	Lc	MyY1	Mz	OtM	Az1	Az2	MyC	MyXc	MyXp	MyY2	NA	NC	NI	NN	NX	NZ	OtH
Lc	0.0000																
MyY1	0.0150	0.0000															
Mz	0.4654	0.3295	0.0000														
OtM	0.0548	0.0137	0.2111	0.0000													
Az1	0.0397	0.0307	0.2377	0.0417	0.0000												
Az2	0.0800	0.0464	0.1339	0.0294	0.0138	0.0000											
MyC	0.0567	0.0151	0.1943	0.0015	0.0313	0.0204	0.0000										
MyXc	0.0357	0.0150	0.3287	0.0320	0.0269	0.0505	0.0252	0.0000									
MyXp	0.0040	0.0057	0.4308	0.0352	0.0446	0.0752	0.0392	0.0276	0.0000								
MyY2	0.1067	0.0471	0.1154	0.0128	0.0468	0.0158	0.0089	0.0562	0.0848	0.0000							
NA	0.3922	0.2560	0.0298	0.1440	0.2413	0.1325	0.1422	0.2886	0.3405	0.0805	0.0000						
NC	0.0610	0.0177	0.1952	0.0004	0.0433	0.0270	0.0019	0.0381	0.0409	0.0100	0.1303	0.0000					
NI	0.2755	0.1755	0.2211	0.1394	0.1593	0.1413	0.1184	0.1027	0.2399	0.1086	0.2267	0.1431	0.0000				
NN	0.3676	0.2848	0.0770	0.1884	0.2468	0.1462	0.1923	0.3710	0.3435	0.1325	0.0530	0.1707	0.4628	0.0000			
NX	0.0180	0.0040	0.3039	0.0122	0.0340	0.0417	0.0160	0.0326	0.0092	0.0431	0.2274	0.0142	0.2152	0.2282	0.0000		
NZ	0.0012	0.0212	0.5151	0.0657	0.0547	0.0989	0.0701	0.0484	0.0056	0.1257	0.4258	0.0724	0.3143	0.3882	0.0228	0.0000	
OtH	0.3061	0.1738	0.1057	0.0936	0.1984	0.1255	0.0890	0.1616	0.2481	0.0567	0.0564	0.0891	0.0720	0.2064	0.1797	0.3383	0.0000

El valor de distancia es de 0 a 1, donde 0 = identidad y 1 = mayor diferencia. Lc = lacandona, MyY = maya de Yucatán, Mz = mazahua, OtM = otomí del Estado de México, Az = azteca, MyC = maya de Campeche, MyXp = maya prehispánica de Xcaret, MyXc = maya colonial de Xcaret, NA = nahua de Atocpan, NC = nahua de Cuetzalan, NI = nahua de Ixhuatlancillo, NN = nahua de Necoxtla, NX = nahua de Xochimilco, Nz = nahua de Zitlala. Aztecas y mayas enumeradas de acuerdo con la tabla 5.2.

El dendograma II determinado con el método *UPGMA*, elaborado con TFPGA, (figura 5.5), muestra tres principales agrupaciones las cuales se mencionan de la más distante a la menos distante:

- La primera incluye tres poblaciones, las nahuas de Necoxtla y Atocpan, y la mazahua que están a una distancia de 0.2524 del nodo basal.
- La segunda agrupación contiene a las poblaciones nahua de Ixhuatlancillo y la otomí de Hidalgo con una distancia génica de 0.1747 a la primera división del nodo basal.
- La tercera agrupación está integrada por 12 poblaciones que comparten un nodo en común a una distancia de 0.0491. Éste agrupamiento a su vez se subdivide en dos. El primero está conformado por las poblaciones: aztecas 1 y 2, mayas de Yucatán 2 y Campeche, nahua de Cuetzalan y otomí del Estado de México, y comparten un nodo a una distancia a 0.032. El segundo incluye a las poblaciones: mayas prehispánica y colonial de Xcaret, de Yucatán 1, lacandona, nahua de Xochimilco y Zitlala. Todas ellas tienen un nodo a una distancia de 0.0318.

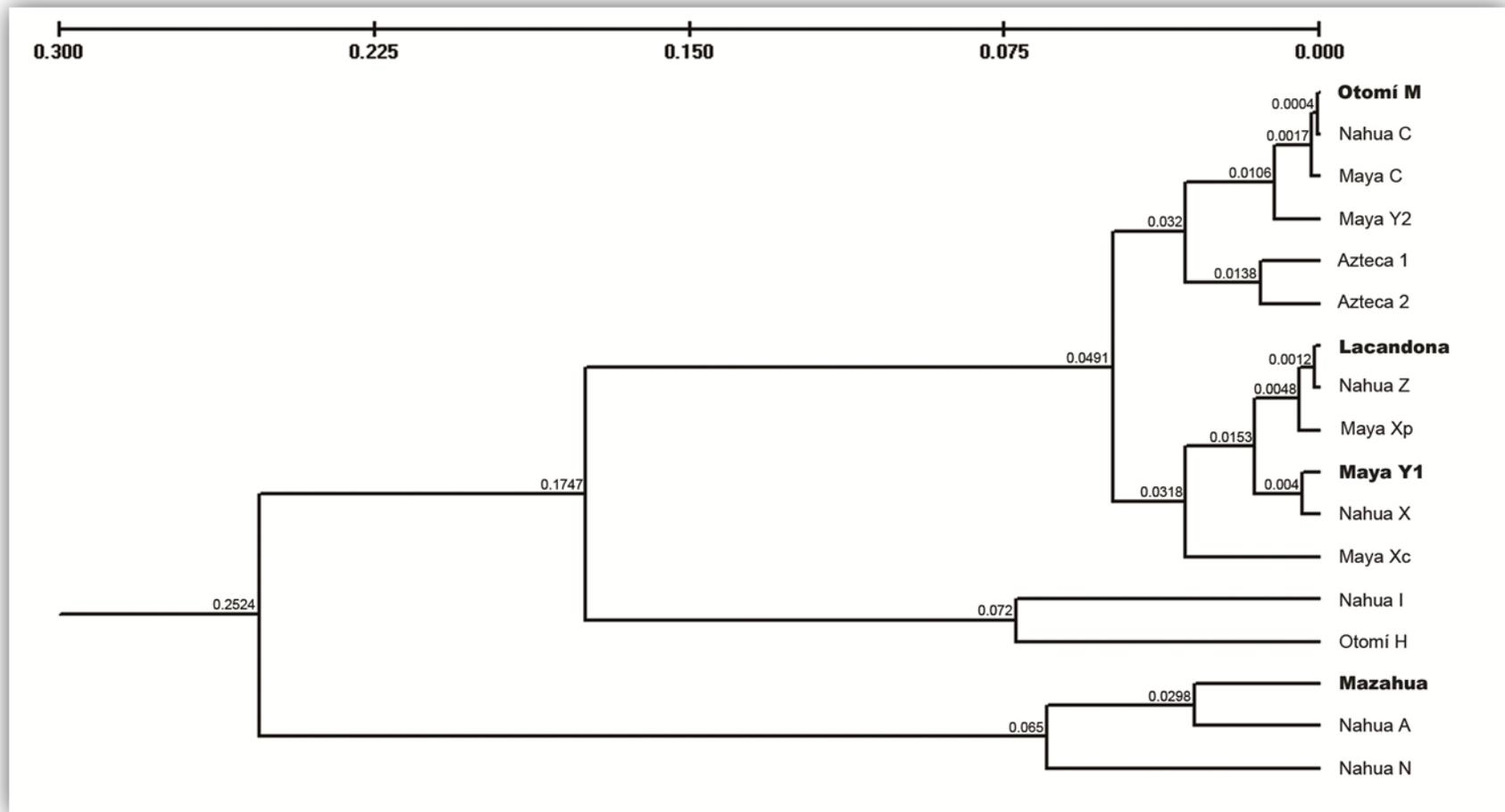


Figura 5.5. Dendrograma II UPGMA con 17 poblaciones indígenas mexicanas contemporáneas y antiguas. En negritas las poblaciones de este estudio. Aztecas y mayas de Yucatán enumeradas de acuerdo con la tabla 5.2. Maya C = maya de Campeche; Maya Xp y Maya Xc = maya prehispánica y colonial de Xcaret, respectivamente; Maya Y = maya de Yucatán; Otomí M y H = otomí del Estado de México y de Hidalgo, respectivamente. Respecto a los nahuas, A = Atocpan, C = Cuetzalan, I = Ixhuatlancillo, N = Necoxtla, X = Xochimilco y Z = Zitlala. Los números en los nodos indican la distancia génica de Nei (1972).

5.2. Subdivisión de Haplogrupos

Se determinaron las frecuencias de los subgrupos (A_1 , A_2 , B_1 , B_2 , C_1 , C_2 , D_1 y D_2) de linajes fundadores del mtDNA descritos por Bailliet *et al.* (1994) en un total de 457 individuos. De los 468 individuos (mencionados en sección 5.1), se excluyeron 11 muestras, las cuales no pertenecen a ninguno de los 4 linajes fundadores y se clasificaron en el grupo denominado "Otro".

De los 457 individuos tipificados para los subgrupos de linajes, 195 hombres y 262 mujeres (tabla 5.9).

Tabla 5.9. Hombres y mujeres de las poblaciones analizadas.

Grupo	Masculino	Femenino	TOTAL
Lacandones	55	51	106
Mayas	51	79	130
Mazahuas	50	82	132
Otomíes	39	50	89
Total	195	262	457

En la tabla 5.10 se muestran las frecuencias de los subgrupos de linajes de las cuatro poblaciones analizadas en el presente estudio.

Tabla 5.10. Frecuencias de subgrupos de las poblaciones analizadas (%).

Población	n	A_1	A_2	B_1	B_2	C_1	C_2	D_1	D_2
Lacandona	106	3.8	88.7	0.9	0.9	0.0	1.9	0.9	2.8
Maya	130	13.8	61.5	9.2	0.0	9.2	3.1	0.0	3.1
Mazahua	132	3.8	28.8	38.6	0.0	3.0	9.8	0.0	15.9
Otomí	89	20.2	43.8	18.0	0.0	7.9	7.9	0.0	2.2
Total*	457	9.8	54.9	17.5	0.2	5.0	5.7	0.2	6.6

*Porcentajes obtenidos de todos los individuos pertenecientes a cada subgrupo entre n total, mostrados en figura 5.8.

Los tamaños de los fragmentos de restricción que clasifican a los subgrupos se observan en la figura 5.6.

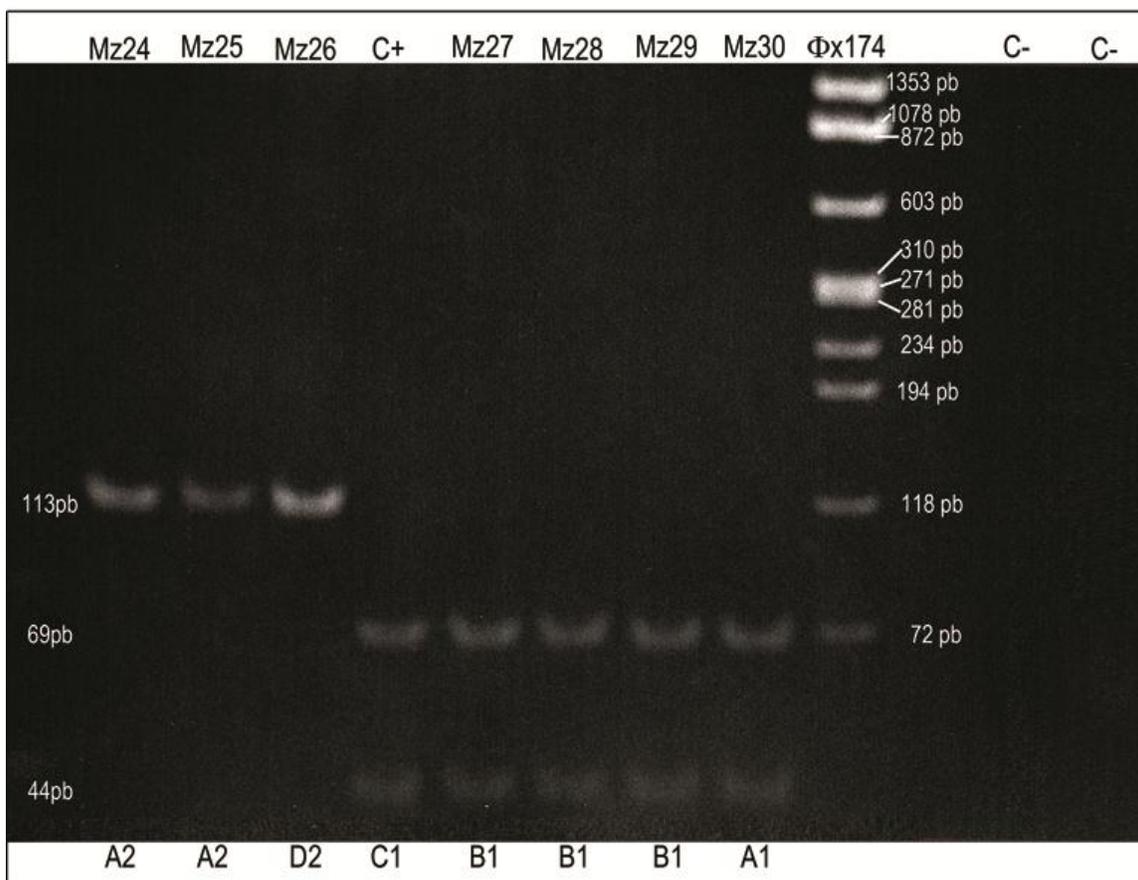


Figura 5.6. Gel de poliacrilamida con los productos de PCR de para los subgrupos, restringidos con *Hae III*. Arriba el número de individuo y abajo el subgrupo al que pertenecen, del lado izquierdo los tamaños de los productos y del derecho los tamaños de los fragmentos de ϕ x174. Mz = mazahua, C+ = control positivo, C- = control negativo.

En la figura 5.7 se observa la representación gráfica de las frecuencias de subgrupos, y la localización geográfica de las poblaciones analizadas en este estudio.

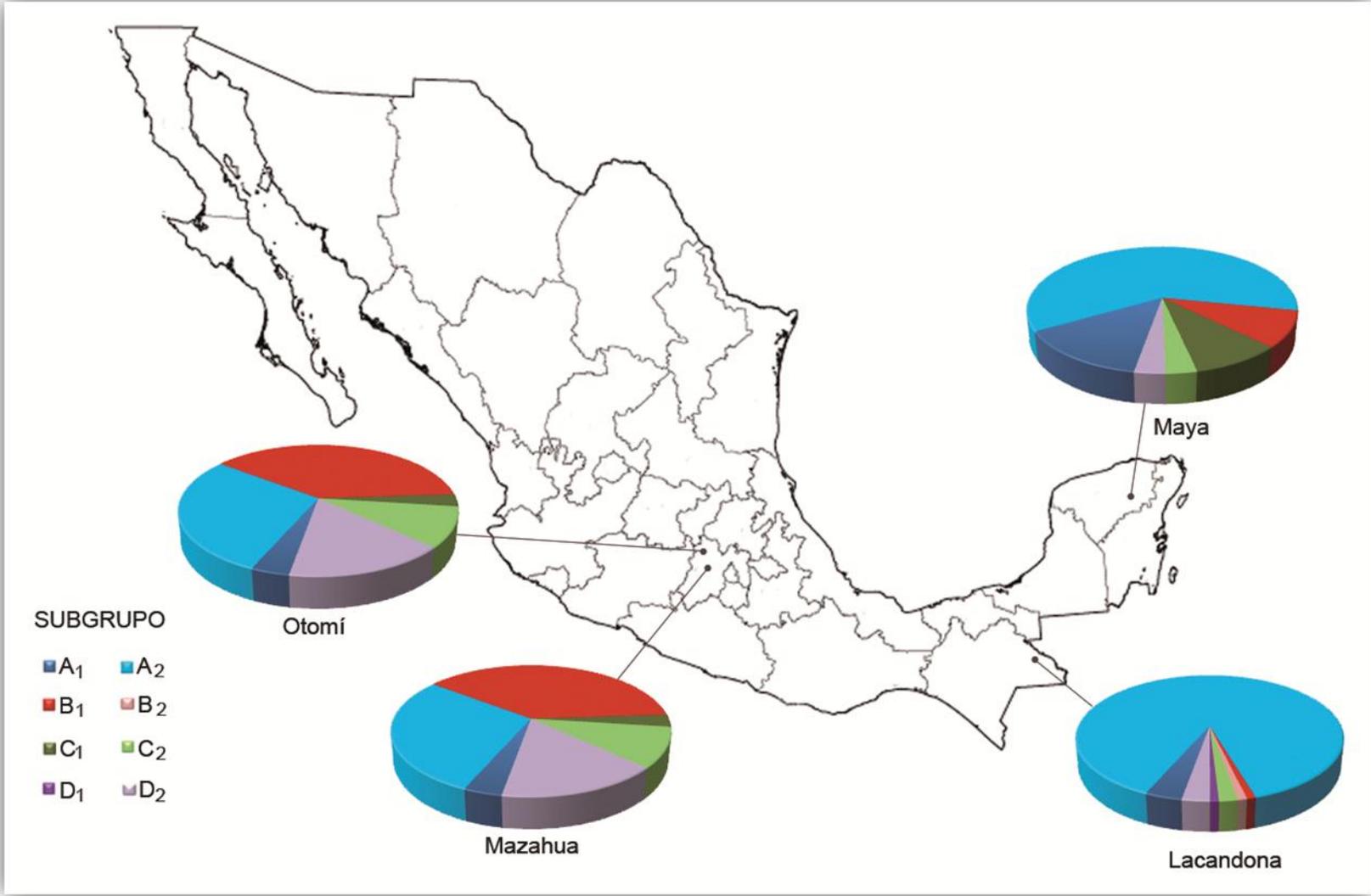


Figura 5.7. Representación gráfica de las frecuencias de subgrupos del mtDNA, y localización geográfica de las poblaciones indígenas analizadas en este trabajo.

La suma de las frecuencias de los subgrupos de las cuatro poblaciones estudiadas se muestra en la figura 5.8. El subgrupo A₂ fue el más frecuente, mientras que los subgrupos B₂ y D₁ fueron los menos frecuentes.

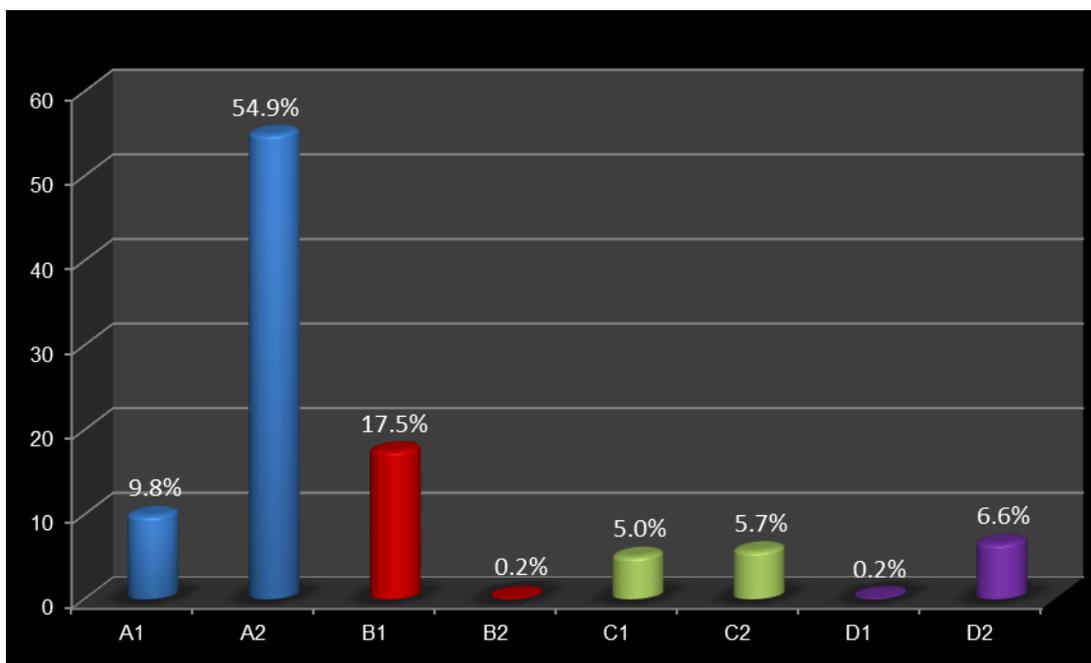


Figura 5.8. Frecuencias totales de los subgrupos en las poblaciones analizadas.

En la figura 5.9 se muestran las frecuencias de los subgrupos del mtDNA de 19 poblaciones indígenas mexicanas que incluyeron: 4 de este estudio, 14 analizadas por Peñaloza-Espinosa *et al.* (2007), y 1 maya por Torroni *et al.* (1992, 1993a) (tabla 5.11). El subgrupo A₂ fue el más frecuente en México, los subgrupos B₁ y A₁ los siguientes más frecuentes. Los subgrupos B₂ y D₁ los menos frecuentes.

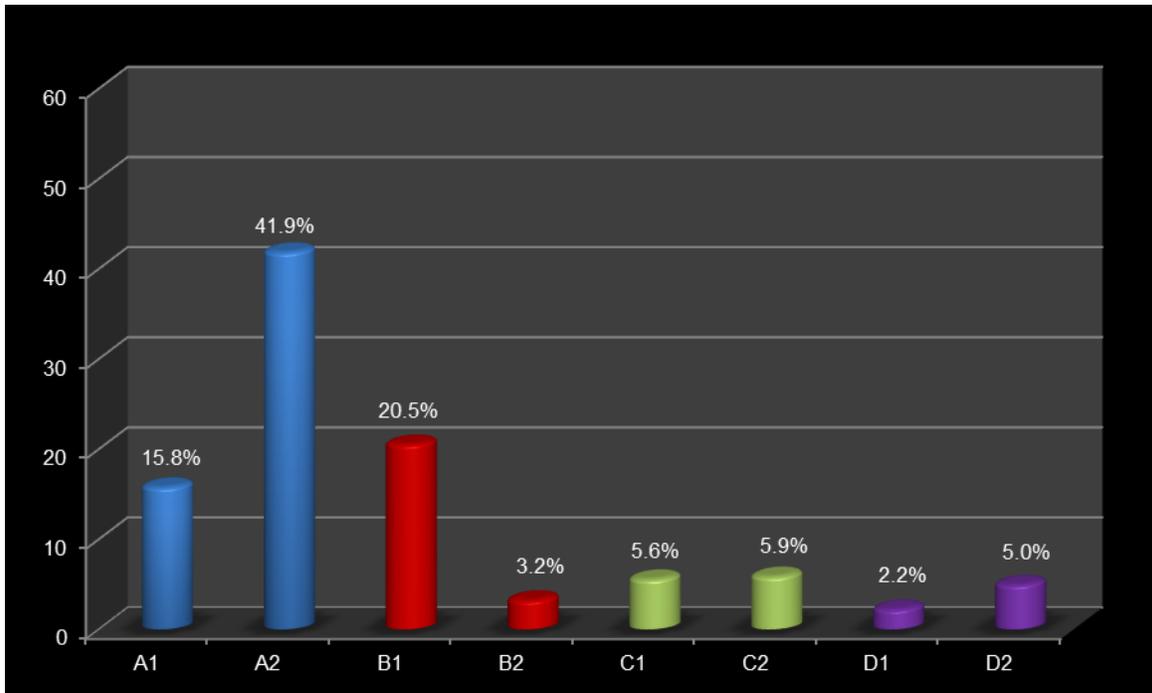


Figura 5.9. Frecuencias totales de los subgrupos del mtDNA en poblaciones indígenas mexicanas.

5.2.1. Prueba de Ji Cuadrada entre Los Subgrupos

Las frecuencias de los subgrupos de 19 poblaciones mexicanas se compararon con la prueba de *Ji* cuadrada utilizando los valores mostrados en la sección de metodología (tabla 4.7). Los resultados mostraron que los subgrupos C₁ y C₂ tienen una *p* de 0.0914 ($p \geq 0.05$) por lo que no hay diferencia estadística entre los dos. Las comparaciones de los pares de subgrupos para los linajes A, B, y D presentaron el valor de $p = 0$ en cada una, por lo tanto, existe diferencia estadística entre ellos.

5.2.2. Frecuencias de los Subgrupos en América

En la figura 5.10 se representan las frecuencias totales de los ocho subgrupos en 38 poblaciones americanas analizadas por Peñaloza *et al.* (2007), Torroni *et al.*

(1992, 1993a), Kolman y Bermingham (1997) y el presente estudio. Las frecuencias de cada población se muestran en la tabla 5.9. El subgrupo A_2 fue el más frecuente, y los subgrupos B_2 y D_1 fueron los menos frecuentes.

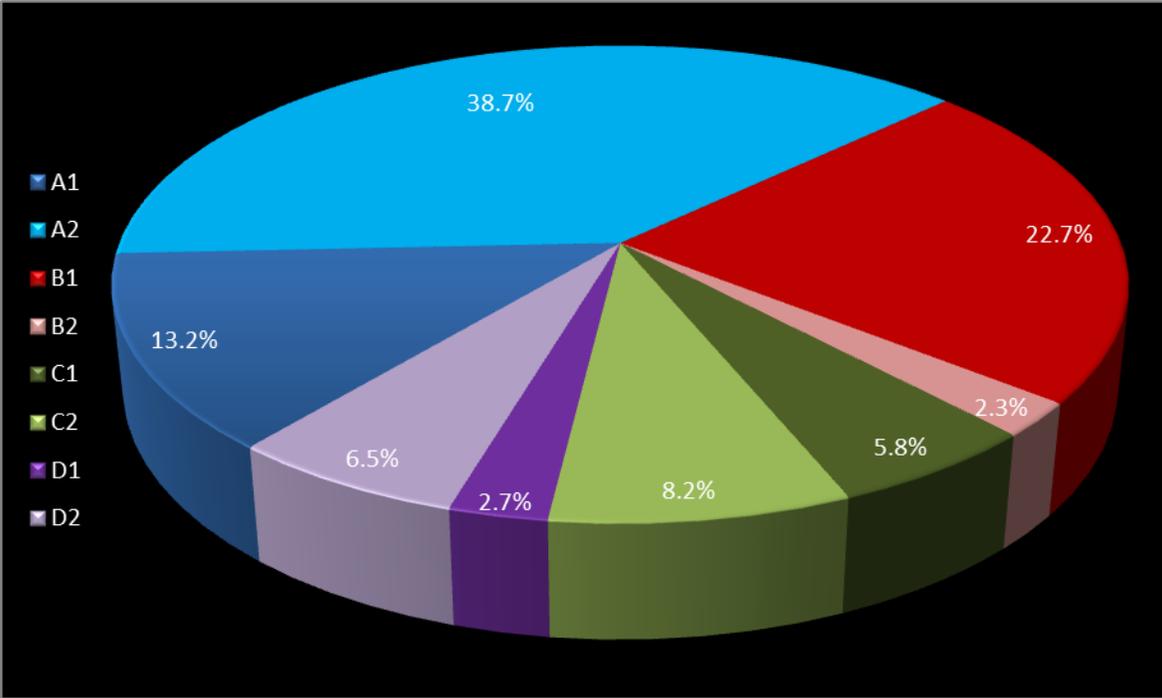


Figura 5.10. Suma de las frecuencias de los subgrupos en las poblaciones americanas.

Tabla 5.11. Frecuencias de los subgrupos del mtDNA en poblaciones indígenas americanas (%).

Población	n	A1	A2	B1	B2	C1	C2	D1	D2
² Boruca	15	0.0	21.4	71.4	0.0	0.0	0.0	7.1	0.0
² Bribri/Cabecar	24	0.0	54.2	45.8	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
² Dogrib	30	13.3	86.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
³ Embera	55	4.5	18.2	52.3	0.0	9.1	15.9	0.0	0.0
² Guaymi	16	31.3	37.5	31.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
⁴ Huichol	17	0.0	0.0	58.3	0.0	33.3	8.3	0.0	0.0
² Kraho	16	0.0	28.6	57.1	0.0	7.1	7.1	0.0	0.0
² Kuna	16	0.0	100.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
¹ Lacandona	113	3.8	88.7	0.9	0.9	0.0	1.9	0.9	2.8
² Macushi	17	0.0	10.0	20.0	0.0	20.0	10.0	20.0	20.0
² Makiritare	18	0.0	20.0	0.0	0.0	0.0	70.0	0.0	10.0
² Marubo	19	0.0	10.0	0.0	0.0	0.0	60.0	30.0	0.0
² Mataco	43	0.0	10.7	35.7	0.0	0.0	0.0	0.0	53.6
¹ Maya	150	13.8	61.5	9.2	0.0	9.2	3.1	0.0	3.1
² Maya	32	15.4	38.5	23.1	0.0	15.4	0.0	0.0	7.7
¹ Mazahua	170	3.8	28.8	38.6	0.0	3.0	9.8	0.0	15.9
⁴ Mixteca Alta	19	18.8	18.8	43.8	12.5	0.0	6.3	0.0	0.0
⁴ Mixteca Baja	13	9.1	54.5	18.2	0.0	0.0	9.1	0.0	9.1
⁴ Nahua Atocpan	70	16.9	30.5	33.9	1.7	5.1	6.8	0.0	5.1
⁴ Nahua Chilacachapa	51	34.1	12.2	29.3	4.9	2.4	4.9	12.2	0.0
⁴ Nahua Coyolillo	41	54.3	20.0	8.6	0.0	0.0	0.0	0.0	17.1
⁴ Nahua Ixhuatlancillo	59	10.6	44.7	19.1	8.5	0.0	0.0	17.0	0.0
⁴ Nahua Necoxtla	44	29.7	21.6	29.7	10.8	5.4	2.7	0.0	0.0
⁴ Nahua Xochimilco	51	18.6	53.5	9.3	9.3	7.0	2.3	0.0	0.0
⁴ Nahua Zitlala	50	15.2	50.0	26.1	4.3	2.2	0.0	2.2	0.0
² Navajo	46	8.7	52.2	39.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
² Ojibwa	23	38.1	47.6	4.8	0.0	4.8	4.8	0.0	0.0
¹ Otomí	105	20.2	43.8	18.0	0.0	7.9	7.9	0.0	2.2
⁴ Otomí	44	8.6	51.4	14.3	5.7	8.6	2.9	5.7	2.9
² Piaroa	15	0.0	50.0	0.0	0.0	0.0	10.0	20.0	20.0
² Pima	43	0.0	6.7	50.0	0.0	3.3	40.0	0.0	0.0
⁴ Purépecha	51	24.3	32.4	5.4	16.2	5.4	10.8	0.0	5.4
⁴ Tarahumara	80	5.8	3.8	36.5	5.8	11.5	26.9	1.9	7.7
² Ticuna	51	17.9	0.0	0.0	0.0	10.7	21.4	17.9	32.1
⁴ Tzeltal	45	40.0	20.0	11.4	2.9	8.6	5.7	11.4	0.0
² Wapishana	21	0.0	0.0	25.0	0.0	0.0	8.3	8.3	58.3
³ Wounan	47	6.5	22.6	19.4	0.0	25.8	22.6	0.0	3.2
² Yanomama	44	0.0	0.0	16.7	0.0	25.0	29.2	8.3	20.8

¹Este estudio; ²Torrioni *et al.*, 1992, 1993a; ³Kolman y Bermingham, 1997; ⁴Peñaloza-Espinosa *et al.*, 2007.

VI. DISCUSIÓN

6.1. Linajes Fundadores

6.1.1. Poblaciones de Este Estudio

Las poblaciones lacandona, maya, mazahua y otomí presentaron los cuatro principales linajes fundadores del mtDNA. Los lacandones se caracterizaron por una alta frecuencia del linaje A 91.6%, y baja en los linajes B y C, 1.9%. En los mayas el linaje A fue el más frecuente con 75.4%, mientras que el linaje D, fue el menos frecuente con 3.1%. Los mazahuas mostraron la frecuencia más alta en el linaje B 38.6%, y la más baja en el linaje C con 12.9%. Los otomíes se caracterizaron por una frecuencia predominante del linaje A 57.6%, y el menos frecuente fue el linaje D con 2.0%.

En las poblaciones lacandona y otomí se encontraron individuos que no presentaron ninguno de los cuatro principales linajes fundadores (A, B, C y D), en una frecuencia de 0.9% y 10.1% respectivamente; éstos se clasificaron con el nombre de "Otro". Es probable que pertenezcan al quinto linaje fundador, denominado X; otra posibilidad es que presenten un haplogrupo distinto de los nativos americanos. Es necesario analizarlos posteriormente para conocer a que linaje pertenecen.

Cabe mencionar que se analizaron aproximadamente 100 individuos por población, por lo que este estudio es el primero en analizar un número mayor de individuos indígenas de cada población, en comparación con los trabajos mencionados en la literatura.

El linaje A fue el más frecuente en las poblaciones maya, lacandona y otomí, lo cual es consistente con lo reportado para otras poblaciones mexicanas (González-Oliver, 2001; Kemp *et al.*, 2005). En la población mazahua destaca el hecho de que el linaje B fue más frecuente, 38.6%, y no el A, 32.6%; aunque la diferencia entre éstos es pequeña. Las frecuencias del linaje B fueron cercanas en mayas y otomíes con 9.2% y 16.2% respectivamente. En cuanto al linaje C, mostró valores similares entre mayas 12.3%, mazahuas 12.9%, y otomíes 14.1%. En el linaje D, las frecuencias fueron similares entre los lacandones 3.7%, mayas 3.1%, y otomíes 2.0% (tabla 5.1). De acuerdo a estos resultados, las poblaciones maya y otomí mostraron una mayor similitud en sus frecuencias.

La prueba de X^2 mostró que las cuatro poblaciones estudiadas son estadísticamente diferentes entre sí. Las diferencias entre estas poblaciones son observadas en los dendogramas ya que éstas se ubicaron distantes. El resultado del dendograma I obtenido con la matriz de F_{st} tiene una topología que no permite discernir entre varias poblaciones, siendo poco útil para los fines de éste análisis, en el que se busca conocer las relaciones genéticas entre las distintas poblaciones indígenas, por lo que en lo sucesivo se utiliza únicamente el resultado del dendograma II obtenido a partir de la matriz de distancias de Nei (1972).

Las poblaciones lacandona y maya fueron las más cercanas con una distancia de 0.0150; la otomí presentó una distancia de 0.0491 al nodo que la une con éstas, situándose en el mismo grupo. Por otra parte la población mazahua se ubicó en otro grupo, quedando más distante. Todas las diferencias entre las poblaciones antes mencionadas se observan en la gráfica del ACP.

6.1.2. Grupos Lingüísticos

Analizando los resultados de las frecuencias de los linajes fundadores del mtDNA, de X^2 , ACP y dendograma II; se determinó que las poblaciones mazahua y otomí del Estado de México, no están genéticamente relacionadas a pesar de habitar las mismas localidades y compartir aspectos lingüísticos e históricos.

Aunque el origen de los mazahuas es incierto, se sabe que pertenecieron a la nación otomí (Clavijero, 1780). De acuerdo a la glotocronología, se considera que su diferenciación ocurrió entre 800 y 400 a. n. e. (Wright, 1995; Oehmichen, 2005). En la literatura se menciona que existe una gran discriminación de los otomíes hacia los mazahuas (Soustelle, 1993), la cual probablemente se inició después de su separación, lo que originó que ambos grupos se relacionaran muy poco por vía materna (Sánchez-Solís, 2010). Es necesario analizar marcadores genéticos del cromosoma Y para conocer la relación genética por vía paterna que existe en las dos poblaciones.

En cambio las poblaciones hablantes de lengua maya (maya de Yucatán y lacandona), a pesar de ser estadísticamente diferentes de acuerdo con X^2 , con el ACP se agruparon cercanamente, se caracterizaron por una alta frecuencia del linaje A y en el dendograma II se ubicaron en el mismo grupo; de forma concomitante a lo propuesto en cuanto al origen maya yucateco de los lacandones (Trench, 2005; Eroza-Solana, 2006).

6.1.3. Comparación con Otras Poblaciones Mexicanas

El análisis molecular de la varianza mostró que la mayoría de la variación total se presenta dentro de las poblaciones (87.05%), al igual que en estudios anteriores con poblaciones humanas (Stoneking *et al.*, 1990; Excoffier *et al.*, 1992; Acuña-Alonzo, 2010). Un 6.86% se debe a diferencias interpoblacionales, lo que sugiere flujo génico o coancestría entre las poblaciones analizadas. Sólo un 6.09% de la

variabilidad ocurre entre grupos, sugiriendo flujo génico entre los grupos Maya, Otomangue y Yuto-azteca, lo que se observa en el dendograma II con TFPGA en el que se agrupan poblaciones de distintos troncos lingüísticos.

Los índices de fijación en las distintas escalas jerárquicas indican una diferenciación genética significativa ($p < 0.05$) entre los grupos lingüísticos, entre poblaciones y dentro de ellas ($F_{SC} = 0.07310$, $F_{ST} = 0.12953$, $F_{CT} = 0.06088$).

Si los valores de F_{st} generados con TFPGA son sumamente menores que los generados por AMOVA, hay un sesgo producido por los altos niveles de endogamia en la población estudiada; si los valores de F_{st} son similares, los datos de la estructura poblacional son confiables (Eguiarte *et al.*, 2007).

Los índices de fijación (F_{st}) de 0.12953 con AMOVA y de 0.11442 con TFPGA, indican que hay una diferenciación genética moderada dentro de las poblaciones.

El aislamiento genético (no necesariamente absoluto) y las diferencias ambientales determinan una diferenciación entre las poblaciones; bajo los efectos de la deriva genética la frecuencia promedio de heterocigotos en las poblaciones disminuye a lo largo del tiempo, aumentando la varianza entre las poblaciones, sin embargo el flujo génico retrasa dicha diferenciación (Cavalli-Sforza y Bodmer, 1981).

La heterocigosis promedio (0.5064 con Arlequin y 0.5634 con TFPGA) y una variabilidad interpoblacional de 6.86 %, sugieren que la tasa de fijación de los alelos y de migración se encuentran en equilibrio.

En cuanto a los índices de fijación por haplogrupo, los que presentaron valores más elevados fueron A (0.1705) y B (0.1139), en tanto C (0.0339) y D (0.0394), presentaron los valores más bajos. El haplogrupo A es el más frecuente en México y por ello presentó el índice de fijación más alto, no obstante sigue siendo un valor

moderado, lo que sugiere que la deriva génica no afecta de forma significativa las frecuencias de los haplogrupos en México.

De acuerdo a los resultados de χ^2 las cuatro poblaciones de este estudio fueron estadísticamente diferentes con tres de 13 poblaciones mexicanas, la azteca 1, la nahua de Necoxtla y la otomí de Hidalgo.

De acuerdo con χ^2 , la población lacandona fue estadísticamente diferente con 11 poblaciones de México, entre ellas resaltan las mayas de Campeche, de Yucatán 1 y 2, y la colonial de Xcaret, a pesar de pertenecer al mismo grupo lingüístico y zona geográfica cultural. Cabe señalar que el análisis de χ^2 tiene limitaciones, una de ellas implica que las frecuencias esperadas de una muestra analizada no deben ser inferiores al valor cinco ya que los resultados obtenidos no son cien por ciento confiables. Actualmente esta condición es muy debatida (Morales-Vallejo, 2007).

En el ACP y en el dendograma II, las poblaciones mayas que se agruparon más lejanas a la lacandona son las de Campeche y Yucatán 2. Esto puede atribuirse al aislamiento genético que tienen los lacandones debido a que la selva lacandona ha funcionado como barrera geográfica, además de conformarse por un número reducido de integrantes, lo cual implica que la deriva génica ha actuado con mayor intensidad favoreciendo la endogamia (Instituto Nacional Indigenista, 1982; Hernández-Albertos, 2000; Aguirre-Lara, 2007; González-Oliver *et al.*, 2011). Cabe señalar que en el caso de la población maya de Yucatán 2 (Torroni *et al.*, 1992), los autores solo reportan que proviene de una comunidad de habla maya yucateco localizada en la península de Yucatán, por lo que no es posible determinar si las diferencias se deben a la distancia geográfica o a otros factores.

El aislamiento genético de la población lacandona se observó en los lacandones del norte (Naha y Metzabok), con altos niveles de consanguinidad ($\alpha=0.0571$) y

endogamia, caracterizándose por una alta frecuencia del linaje A (97.8%) (Aguirre-Lara, 2007). En el presente estudio se incluyó el análisis de los lacandones del sur (Lacanjá y Bethel), los cuales mostraron una frecuencia del linaje A de 89.2%. La frecuencia total que incluye a los lacandones del norte y sur fue de 91.6% para dicho linaje, originando un grado de heterocigosis bajo (0.1445). Probablemente el aislamiento geográfico producido por la selva lacandona (favorecido la acción de la deriva génica) y la endogamia practicada en el grupo han generado la alta predominancia del linaje A.

El ACP de las 17 poblaciones de México mostró que la población lacandona es cercana a las poblaciones nahua de Zitlala, maya prehispánica de Xcaret, nahua de Xochimilco y maya de Yucatán 1. Estas poblaciones presentaron las frecuencias más altas del linaje A (91.6%, 100%, 84%, 77.1% y 75.4%, respectivamente), por lo que en la gráfica en dos dimensiones éstas fueron las más cercanas al haplogrupo A. En la X^2 la población lacandona no presentó diferencia estadística con las poblaciones maya prehispánica de Xcaret y nahua de Zitlala, además se agruparon en el dendograma II. Sin embargo la relación entre las poblaciones nahua de Zitlala y lacandona, reflejada en estos análisis, debe considerarse con cautela debido a que la población nahua solamente estuvo representada por 14 individuos que pertenecieron al haplogrupo A y este número no es representativo de la población nahua contemporánea de Zitlala, Guerrero; en cambio la población maya prehispánica de Xcaret fue integrada por un número mayor de individuos, y la relación con la población lacandona es evidente en todos los análisis (X^2 , ACP y dendograma II). Ambas tienen un origen común, pertenecen a la misma familia lingüística y están ubicadas en la zona cultural maya. Aun cuando los lacandones son un grupo reducido y geográficamente aislado, presentaron los cuatro linajes fundadores del mtDNA y se relacionaron con mayas y nahuas con base en sus frecuencias.

Otro grupo de México, los nahuas de Necoxtla, Veracruz, de los cuales se analizaron 25 individuos que se caracterizaron por una frecuencia baja de A (48%).

En contraste el grupo maya antiguo de Xcaret, Quintana Roo, mostró una alta frecuencia de este linaje (84%), con el mismo número de individuos analizados. Estos resultados sugieren que existen diferencias en las frecuencias del linaje A, el más frecuente en México, en los dos grupos indígenas.

La población maya de Yucatán de este estudio no presentó diferencias estadísticas con ocho de las 13 poblaciones mexicanas X^2 , aun considerando la distancia geográfica y la diferencia lingüística que mantiene con algunas de estas poblaciones. En el dendograma II se ubicó asociada a la nahua de Xochimilco, y compartió un nodo cercano (0.0153) con las poblaciones lacandona, maya prehispánica de Xcaret y nahua de Zitlala, similar al ACP. En otros estudios se ha mencionado una relación entre grupos mayas modernos y antiguos de la península de Yucatán, lo que sugiere continuidad biológica (Acuña-Alonzo, 2010; González-Oliver *et al.*, 2011). Por otra parte, se sabe que antes de la llegada de los españoles, grupos nahuas migraron hacia la gran zona maya, lo que pudo propiciar una mezcla genética en las poblaciones (Morley, 1947; Von, 1973; Thompson, 1992; Acuña-Alonzo, 2010).

La población mazahua no presentó diferencias estadísticas con cuatro (azteca 2, maya de Yucatán 2, nahua de Atocpan y de Ixhuatlancillo) de las 13 poblaciones comparadas con la prueba de X^2 . Las poblaciones, mazahua, nahua de Atocpan y de Necoxtla se ubicaron en los extremos del segundo cuadrante de la gráfica de ACP, presentaron las frecuencias más elevadas del linaje B (38.6%, 52% y 40%, respectivamente), siendo en todas ellas superior a la frecuencia del linaje A (32.6%, 48% y 38%, respectivamente). En el dendograma II, el grupo mazahua se asoció con los nahuas de Atocpan, geográficamente ambos se localizan en el centro de México, los dos grupos son cercanos, el primero se encuentra en el Estado de México y el segundo en el Distrito Federal.

La población otomí del Estado de México se relacionó cercanamente en el ACP a la nahua de Cuetzalan y con base en la prueba de X^2 se determinó

estadísticamente igual a ocho de las 13 poblaciones comparadas, destacando el valor de p con la nahua de Cuetzalan (0.9969). En el dendograma II este grupo otomí se encontró ligado a la población nahua de Cuetzalan, presentando un valor muy bajo de distancia génica (0.0004). Estas dos poblaciones se ubican, una en el Estado de México y la otra en la parte norte de Puebla, quedando separados por el estado de Hidalgo. Estos resultados pueden atribuirse a la historia de migración de los otomíes, que han sido desplazados constantemente de sus territorios y en consecuencia se encuentran dispersos en un área considerable (Navarrete-Linares, 2008). Cabe mencionar que los otomíes junto con los mazahuas y nahuas son considerados los tres grupos que inicialmente habitan el centro de México (Clavijero, 1780; López-Mora, 2005).

Sería de esperarse que los otomíes de Hidalgo se relacionaran con las poblaciones mencionadas anteriormente, sin embargo éstos solo se relacionaron con los nahuas de Ixhuatlancillo. La población otomí de Hidalgo fue la segunda población en cuanto a la frecuencia del linaje C (29.4%) y la cuarta en cuanto a la del linaje B (25%), no obstante, ninguna fue superior a su frecuencia del linaje A (39.7%); con el ACP se ubicó en el tercer cuadrante, en el dendograma II se encontró asociada a la nahua de Ixhuatlancillo. Esta última presentó la frecuencia más alta de los linajes C (30%) y D (20%) comparada con otras poblaciones, sin embargo dichas frecuencias no fueron superiores a su propia frecuencia del linaje A (40%). Estas dos poblaciones se encuentran geográficamente cercanas, aunque en distintas entidades, separadas por el estado de Puebla. Destaca el hecho de que las otras poblaciones nahuas no presentan frecuencias tan altas en los linajes C y D, por lo que es necesario tomar en cuenta el bajo número de individuos que integra la población nahua de Ixhuatlancillo.

Los nahuas son el grupo lingüístico más numeroso del país (1 448,936 hablantes) y se distribuyen en un territorio muy amplio (INEGI, 2004; Alvarez-Olvera, 2005). Además, con base en las frecuencias de los linajes fundadores del mtDNA, otras poblaciones mexicanas (mixteca alta, mixteca baja y zapoteca) que pertenecen al

tronco lingüístico Otomangue han mostrado cercanía con poblaciones de la familia lingüística yuto-azteca (Torróni, *et al.*, 1994a). De igual manera en el presente estudio, basado en las frecuencias de los linajes fundadores, las poblaciones de ambas familias lingüísticas se encontraron relacionadas. Lo que puede atribuirse a que desde tiempos remotos los nahuas han convivido con grupos Otomangues (Instituto Nacional Indigenista, 1982).

Cabe aclarar que solamente se compararon tres grupos que pertenecen a la familia Otomangue. Por lo tanto es importante analizar un mayor número de individuos respecto a los haplotipos de los linajes fundadores del mtDNA en poblaciones nahuas, especialmente de Cuetzalan, Zitlala, Xochimilco, Ixhuatlancillo y Atocpan, así como mazahuas y otomíes para determinar el flujo génico entre grupos de diferente filiación lingüística.

6.2. Subdivisión de Haplogrupos

De los 457 individuos tipificados para los subgrupos de linajes, 262 (57.3%) fueron mujeres y 195 (42.7%) hombres, lo que puede atribuirse a que: a) la mujer es más participativa para donar voluntariamente la muestra biológica (González-Oliver, comunicación personal, 9 de enero de 2012) y b) en varios pueblos indígenas, las mujeres tienden a permanecer en el hogar, en su localidad y los hombres se desplazan fuera de ésta para trabajar. Cabe mencionar que las mujeres tienen un papel determinante en la transmisión de la lengua ya que se encargan de la educación de los hijos; mientras que los hombres se encargan de buscar el sustento en los grandes centros urbanos y en ocasiones comienzan a abandonar su lengua nativa por temor a discriminación (Instituto Nacional Indigenista, 1982; INEGI, 2004).

La estructura poblacional está determinada por la natalidad, mortalidad y migración; en el caso de la población hablante de lengua indígena, además de estos factores, interactúan aspectos sociales y culturales. Aquellos que tienen la oportunidad de estudiar y se trasladan a los grandes centros de población, abandonan la lengua indígena porque se comunican primordialmente en la lengua oficial, el español, (INEGI, 2004). Esto se remonta a que en los inicios del México independiente, quienes tomaron el poder fueron grupos criollos y mestizos hablantes de castellano que eligieron el español como lengua oficial, la educación se impartió en ese idioma, las leyes, los tribunales, oficinas de gobierno, el congreso, los periódicos y los libros lo emplearon exclusivamente, propiciando un aumento de la discriminación iniciada por los españoles hacia quienes hablaban una lengua distinta (Navarrete-Linares, 2008), lo que explica por qué actualmente en México la población hablante de lengua indígena es apenas del 7.1% (INEGI, 2004).

6.2.1. Subgrupos Como Linajes Fundadores Americanos

En las poblaciones lacandona, maya y otomí el subgrupo A₂ fue el más frecuente con 88.7%, 61.5% y 43.8% respectivamente. Mientras que en la población mazahua el subgrupo B₁ fue el más elevado con 38.6%.

La suma de las frecuencias de cada uno de los subgrupos en las cuatro poblaciones estudiadas mostró que el subgrupo A₂ (54.9%) fue el más frecuente y los subgrupos B₂ y D₁ fueron los menos frecuentes presentando el mismo valor (0.2%). Esta misma tendencia se observó al sumar las frecuencias de cada uno de los subgrupos del mtDNA de 19 poblaciones indígenas mexicanas, A₂ (41.9%) el más frecuente y los más bajos B₂ (3.2%), y D₁ (2.2%), De igual manera el patrón de las frecuencias de los anteriores subgrupos se mantuvo al considerar 38 poblaciones del continente americano, A₂ (38.7%), B₂ (2.3%), y D₁ (2.7%).

La comparación de las frecuencias de cada par de subgrupos mostró que en México los más frecuentes son A₂, B₁, C₂ y D₂ (figura 5.8) al igual que en todo el continente (figura 5.9), lo que sugiere que estos subgrupos son fundadores y los restantes (A₁, B₂, C₁ y D₁) se derivaron de los primeros debido a mutaciones.

En estudios realizados por Ballinger *et al.* (1992) y Torroni *et al.* (1992; 1993a, b) basados en la distribución y frecuencia de los haplotipos de cada haplogrupo del mtDNA en América, y su relación filogenética con los haplotipos asiáticos y siberianos, sugieren que en amerindios los haplotipos fundadores fueron AM1/AS56, AM13/AS54, S26/AM43/AS65, y S13/AM88/AS25, los cuales contienen los polimorfismos que definen a los subgrupos A₂, B₁, C₁ y D₂ respectivamente. Los resultados del presente estudio sólo difieren en el subgrupo C₂, en lugar del C₁, propuesto por Torroni *et al.* Cabe aclarar que los autores propusieron C₁ porque estaba presente en asiáticos y siberianos mientras que C₂ no fue detectado aunque su frecuencia es mayor en América. Además, Ballinger *et al.* (1992) encontró un solo individuo del haplogrupo C en siete poblaciones

asiáticas, el cual se identificó como C₁. El muestreo de las poblaciones asiáticas puede no ser representativo del continente, ya que el rango de individuos por población fue de 13 a 32 y consistió de un total de 153 individuos.

Descartar al haplotipo AM32 que contiene un sitio que define el subgrupo C₂ como linaje fundador de América debido a su ausencia en Asia y Siberia puede ser erróneo, ya que las poblaciones se encuentran sujetas a flujo génico, migración y deriva génica que tienden a disminuir o eliminar la presencia de haplotipos y/o haplogrupos fundadores mitocondriales poco frecuentes. Además, Bailliet *et al.* (1994) sugirieron que existen haplotipos fundadores que no necesariamente reúnen los requisitos propuestos por Torroni *et al.* (1993a, b).

El descubrimiento de haplotipos americanos en asiáticos depende de su frecuencia, si es baja se requiere estudiar un número de individuos representativos de la población. También los haplotipos pudieron extinguirse en la población asiática original que colonizó América y no estar presentes en las poblaciones asiáticas actuales por lo que podrían ser descubiertos con los estudios de DNA antiguo (Bailliet *et al.*, 1994; Smith *et al.*, 1999; Eshleman, Malhi y Smith, 2003).

Es necesario enfatizar que el haplotipo AM32 que contiene el sitio que define el subgrupo C₂ se encontró ampliamente distribuido en los amerindios de diferentes poblaciones y se ubicó en el nodo central del haplogrupo C en los análisis filogenéticos realizados por Torroni *et al.* (1993a), los cuales son los otros dos criterios necesarios para ser considerado un linaje fundador.

En el presente estudio se consideró a los subgrupos que mostraron las frecuencias más elevadas (A₂, B₁, C₂ y D₂) en todo el continente para apoyar su propuesta como linajes fundadores del mtDNA en América, los cuales han subsistido a través de miles de años, constantemente sujetos a procesos estocásticos y evolutivos, además de que cumplen al menos dos de los tres criterios para ser considerados fundadores de América.

6.2.2. La Controversia en Torno a la Transición de T a C en 16,519 n

Con respecto a la transición de T a C en 16,519 n que genera un sitio de corte para *Hae III* en 16,517 n, Torroni *et al.* (1993a, b) proponen a los haplotipos AM1/AS56, AM13/AS54, S26/AM43/AS65, y S13/AM88/AS25 que contienen los sitios de corte para los subgrupos A₂, B₁, C₁ y D₂, respectivamente, como los fundadores de todos los actuales haplotipos mitocondriales amerindios. Para explicar el surgimiento de los subgrupos A₁, C₂ y D₁, los autores asumen que es resultado de mutaciones puntuales ocurridas en amerindios que generaron ya sea la ganancia para *Hae III* en 16,517 (A₁, D₁) o la pérdida del mismo sitio (C₂) con una reversión al estado original.

Además Bailliet *et al.* (1994) propusieron que los subgrupos A₁, A₂, B₁, B₂, C₁, C₂, D₁ y D₂ son todos fundadores americanos. Esto implicaría que todos ellos se encontraban en las poblaciones que dieron origen a los nativos americanos y han estado expuestas a expansiones y migraciones intercontinentales desde su llegada, presentando variaciones en las frecuencias según la historia evolutiva de cada población (Eshleman, Malhi y Smith, 2003).

La prueba de *Ji* cuadrada comparó los subgrupos de cada haplogrupo por pares, sin hallarse diferencia estadística entre C₁ y C₂; en cambio respecto a los pares de subgrupos de los linajes A, B, y D mostraron que hay diferencia estadística entre ellos; la diferencia es estadísticamente significativa en los tres pares, por lo que es necesario estudiar con detalle si existe una correlación con patrones culturales, filiación lingüística, geografía local, aspectos regionales, etc.

Se ha propuesto que la transición T a C en 16,519 n, es únicamente un sitio altamente polimórfico que surge de manera paralela en distintas poblaciones (Torroni *et al.*, 1993a, b; Forster *et al.*, 1996). Sin embargo lo anterior no explica la situación de los subgrupos del linaje B, ya que B₁ presentó una alta frecuencia en el continente americano (22.7%) en comparación con B₂. Durante años se

consideró que no existía este último, solo después de analizar un número mayor de individuos se encontró en baja frecuencia (2.3%) (figura 5.9) (Torrioni *et al.*, 1994b; Easton *et al.*, 1996; Peñalozza-Espinoza *et al.*, 2007). De igual manera ocurre con el linaje A, el cual presentó una mayor frecuencia del subgrupo A₂ (38.7%) que del A₁ (13.2%) (figura 5.9).

La transición T a C en el nucleótido 16,519 es un polimorfismo característico de los haplogrupos T y X, en los haplogrupos A y B se presenta una marcada diferencia en la frecuencia entre cada par de subgrupos, mientras que en C y D se presenta una pequeña diferencia entre la frecuencia cada par de subgrupos. Por lo que se debe considerar aspectos históricos, culturales y geográficos de cada población para entender las diferencias en las frecuencias de los pares de subgrupos.

La alta tasa de mutación del mtDNA puede favorecer mutaciones paralelas y reversas. Esto puede causar confusión en análisis basados en una mutación puntual como son los cuatro haplogrupos fundadores de América (A-D) (Torrioni y Wallace, 1995); por lo que hace falta mayor investigación en las poblaciones americanas tanto contemporáneas como antiguas para esclarecer la situación en torno al sitio polimórfico en 16,519 n.

Además es imprescindible tomar en cuenta el impacto que tuvo la conquista por parte de los europeos para comprender la actual distribución de los haplogrupos en México y América, ya que éste acontecimiento redujo drásticamente el tamaño efectivo de la población alterando la estructura genética de las poblaciones indígenas lo que dificulta identificar con precisión las relaciones genéticas entre los nativos americanos.

VII. CONCLUSIONES

Las poblaciones lacandona, maya, mazahua y otomí presentaron los cuatro linajes fundadores del mtDNA; siendo A el más frecuente, excepto en mazahua que presentó el linaje B en mayor frecuencia.

Las cuatro poblaciones analizadas aquí son estadísticamente diferentes con base en la comparación de las frecuencias de los linajes fundadores del mtDNA con el análisis estadístico de *Ji* cuadrada.

Las pruebas estadísticas χ^2 , ACP y dendograma II *UPGMA* mostraron que las poblaciones mazahua y otomí del Estado de México, no están genéticamente relacionadas por vía materna a pesar de habitar las mismas localidades y pertenecer al tronco lingüístico Otomangue.

Con base en los resultados del ACP y el dendograma II *UPGMA* las poblaciones mayas antiguas y contemporáneas presentaron cercanía genética, lo que apoya las hipótesis de continuidad genética en las poblaciones mayas de las Tierras Bajas de la Península de Yucatán propuesta por González-Oliver *et al.* 2001, y la del origen maya yucateco de los lacandones. Futuros análisis en la región control del mtDNA permitirán entender mejor la relación genética entre los grupos.

La población lacandona se caracterizó por una alta frecuencia del linaje A 91.6% y una frecuencia muy baja de los otros tres, originando un grado de heterocigosis bajo (0.1445). Probablemente el aislamiento geográfico y la endogamia practicada en el grupo han favorecido la predominancia del haplogrupo A.

La población maya de Yucatán de este estudio se asoció a la nahua de Xochimilco en el ACP y el dendograma II *UPGMA* lo que apoya la hipótesis de que grupos nahuas migraron a la península de Yucatán, favoreciendo mezcla genética.

Las poblaciones mazahua, nahua de Atocpan y Necoxtla presentaron el linaje B en una frecuencia mayor que la del linaje A, en contraste con la gran mayoría de las poblaciones mexicanas. Además los tres grupos mostraron cercanía genética en el ACP y el dendograma II *UPGMA*.

Las poblaciones otomíes del Estado de México y de Hidalgo no presentaron relación genética con base en los linajes fundadores del mtDNA (X^2 , ACP y el dendograma II *UPGMA*).

Las poblaciones nahuas de México exhibieron gran variabilidad en la frecuencia de los linajes del mtDNA, por lo que se relacionaron con poblaciones de distinta cultura y filiación lingüística. Es necesario analizar los haplotipos de los linajes fundadores del mtDNA en las poblaciones nahuas para entender las relaciones genéticas que tiene con otros grupos.

El *AMOVA* mostró que la mayoría de la variación total se presenta dentro de las poblaciones (87.05%). Un 6.86% se debe a diferencias interpoblacionales, lo que sugiere flujo génico o coancestría entre las poblaciones analizadas. Un 6.09% de la variabilidad ocurre entre grupos, sugiriendo flujo génico o coancestría entre los grupos lingüísticos Maya, Otomangue y Yuto-azteca.

Los valores de heterocigosis y el porcentaje de variabilidad entre las poblaciones indígenas mexicanas sugieren que la tasa de fijación de los alelos y de migración se encuentran en equilibrio.

En las poblaciones lacandona y otomí se encontraron individuos que no presentaron ninguno de los cuatro linajes fundadores y se clasificaron con el

nombre de “Otro”, lo que sugiere la presencia del quinto linaje fundador X o linajes de descendencia europea o africana producto de migraciones recientes.

La comparación de las frecuencias de cada par de subgrupos mostró que los más frecuentes son A_2 , B_1 , C_2 y D_2 en México y América. Sin embargo, se ha propuesto que todos los subgrupos A_1 , A_2 , B_1 , B_2 , C_1 , C_2 , D_1 y D_2 son los haplotipos fundadores de los nativos americanos; lo que sugiere que todos ellos se encontraban en las poblaciones asiáticas que colonizaron América.

Los subgrupos A_2 y B_1 presentaron una alta frecuencia en comparación con A_1 y B_2 en el continente americano. La tendencia hacia una mayor frecuencia de un subgrupo en estos linajes, resulta inconsistente con la propuesta de que la transición T a C en 16,519 n, es únicamente un sitio altamente polimórfico en amerindios, por lo que es necesario considerar aspectos históricos, culturales y geográficos de las poblaciones.

Se necesita estudiar más poblaciones para entender los factores que determinan el surgimiento o pérdida del sitio polimórfico 16,519 n en los haplotipos americanos.

LITERATURA CITADA

- Achilli, A., Perego, U. A., Bravi, C. M., Coble, M. D., Kong, Q.-P., Woodward, S. R., Salas, A., Torroni, A., Bandelt, H.-J. (2008). The phylogeny of the four pan-American MtDNA haplogroups: implications for evolutionary and disease studies. *PloS one*, 3(3): e1764.
- Acuña-Alonzo, A. P. (2010). Identificación de los Haplogrupos Mitocondriales en Mayas Contemporáneos de Yucatán. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Addinsoft, T. M. (2011). XLSTAT Your Data Analysis Solution. Versión 2011.
- Aguirre-Lara, M. E. (2007). Análisis de las Frecuencias del DNA Mitocondrial, un Acercamiento a la Historia Biológica de los Lacandones. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Alvarez-Olvera, I. B. (2005). Frecuencia de Haplotipos de DNA Mitocondrial en Algunas Poblaciones Mexicanas. Tesis Profesional Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM.
- Anderson, S., Bankier, A. T., Barrell, B. G., de Bruijn, M. H. L., Coulson, A. R., Drouin, J., Eperon, I. C., Nierlich, D.P., Roe, B. A., Sanger, F., Schreier, P.H., Smith, A. J. H., Staden, R. y Young, I. G. (1981). Sequence and organization of the human mitochondrial genome. *Nature*, 290(5806): 457-465.
- Andrews, R. M., Kubacka, I., Chinnery, P. F., Lightowlers, R. N., Turnbull, D. M. y Howell, N. (1999). Reanalysis and revision of the Cambridge reference sequence for human mitochondrial DNA. *Nature Genetics*, 23(2): 147.
- Baer, P. y Merrifield, W. R. (1972). Los Lacandones de México: Dos estudios. Instituto Nacional Indigenista. SEP. México D.F., 281 p.p.
- Bailliet, G., Rothhammer, F., Carnese, F. R., Bravi, C. M., y Bianchi, N. O. (1994). Founder mitochondrial haplotypes in Amerindian populations. *American Journal of Human Genetics*, 55(1): 27-33.

- Ballinger, S. W., Schurr, T. G., Torroni, A., Gan, Y. Y., Hodge, J. A., Hassan, K., Chen, K.-H., y Wallace D. C. (1992). Southeast Asian Mitochondrial DNA Analysis Reveals Genetic Continuity of Ancient Mongoloid Migrations. *Genetics*, 130(1): 139-152.
- Bandelt, H., Herrnstadt, C., Yao, Y., Kong, Q., Kivisild, T., Rengo, C., y Scozzari, R. (2003). Identification of Native American Founder mtDNAs Through the Analysis of Complete mtDNA Sequences: *Annals of Human Genetics*, 67: 512-524.
- Barrientos-López, G. (2004). Otomíes. Comisión Nacional para el Desarrollo de los Pueblos Indígenas. México D.F., 31 p.p.
- Bermingham, N., Luettich, K., y Bermingham, N. (2003). Polymerase chain reaction and its applications. *Current Diagnostic Pathology*, 9: 159-164.
- Bianchi, Néstor O., y Rothhammer, F. (1995). Reply to Torroni and Wallace. *American Journal of Human Genetics*, 56(5): 1236-1238.
- Boege, E. (2008). El patrimonio biocultural de los pueblos indígenas de México. Instituto Nacional de Antropología e Historia, Comisión Nacional para el Desarrollo de los Pueblos Indígenas. México D.F., 344 p.p.
- Bogehagen, D., y Clayton, D. A. (1974). The number of mitochondrial deoxyribonucleic acid genomes in mouse L and human HeLa cells. Quantitative isolation of mitochondrial deoxyribonucleic acid. *The Journal of Biological Chemistry*, 249(24): 7991-7995.
- Bonatto, S. L., y Salzano, F. M. (1997a). A single and early migration for the peopling of the Americas supported by mitochondrial DNA sequence data. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94(5): 1866-1871.
- Bonatto, S L, y Salzano, F. M. (1997b). Diversity and age of the four major mtDNA haplogroups, and their implications for the peopling of the New World. *American Journal of Human Genetics*, 61(6): 1413-1423.
- Brown, W. M., George, M. J., y Wilson, A. C. (1979). Rapid evolution of animal mitochondrial DNA. *Genetics*, 76(4): 1967-1971.

- Brown, Michael D., Hosseini, S. H., Torroni, A., Bandelt, H.-J., Allen, J. C., Schurr, T. G., Scozzari, R., Cruciani, F. y Wallace, D. C. (1998). mtDNA haplogroup X: An ancient link between Europe/Western Asia and North America? *American Journal of Human Genetics*, 63(6): 1852-1861.
- Bruce, S. R., Robles, U.C. y Ramos, C. E. (1971). Los Lacandonos Cosmovisión Maya. INAH. México D.F., 187 p.p.
- Cann, R. L. y Wilson, A. C. (1983). Length Mutations in Human Mitochondrial DNA. *Genetics*, 104: 699-711.
- Cann, R. L., Brown, W. y Wilson, A. C. (1984). Polymorphic Sites and The Mechanism of Evolution in Human Mitocondrial DNA. *Genetics*, 106: 479-499.
- Cann, R. L., Stoneking, M. y Wilson, A. C. (1987). Mitochondrial DNA and human evolution. *Nature*, 325(6099): 31-36.
- Cavalli-Sforza, L. L. y Bodmer, W. F. (1981). Genética de las poblaciones humanas. Omega, Barcelona. 942 p.p.
- Clavijero, F. J. (1780). Historia Antigua de México. Porrúa. México, D.F., 2003. 879 p.p.
- COPLAMAR (1978). Programa Integrado ZLC de Chiapas. Presidencia de la República. México., 207 p.p
- De La Cruz, I., González-Oliver, A., Kemp, B. M., Román, J. A., Smith, D. G., y Torre-Blanco, A. (2008). Sex Identification of Children Sacrificed to the Ancient Aztec Rain Gods in Tlatelolco. *Current Anthropology*, 49(3): 519-526.
- De la Garza-Camino, M. y Nájera-Coronado, M. I. (2002). Religión Maya. Trotta. Madrid, España, 416 p.p.
- Easton, R. D., Merriwether, D. A., Crews, D. E. y Ferrell, R. E. (1996). mtDNA variation in the Yanomami: evidence for additional New World founding lineages. *American Journal of Human Genetics*, 59(1): 213-225.
- Eguiarte, L. E., Souza, V., Aguirre, X. (2007). Ecología Molecular. Instituto Nacional de Ecología, SEMARNAT. México , D. F.,592 p.p.

- Eroza-Solana, J. E. (2006). Lacandones. Pueblos Indígenas del México Contemporáneo. Comisión Nacional para el Desarrollo de los Pueblos Indígenas. México, D.F., 52 p.p.
- Eshleman, J. A., Malhi, R. S. y Smith, D. G. (2003). Mitochondrial DNA Studies of Native Americans: Conceptions and Misconceptions of the Population Prehistory of the Americas. *Evolutionary Anthropology*, 12: 7-18.
- Excoffier, L., Smouse, P. y Quattro, J. 1992. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics* 131: 479-491.
- Excoffier, L., Laval, G. y Schneider, S. (2005) Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online* 1:47-50.
- Ferris, S. D., Brown, W. M., Davidson, W. S. y Wilson, A. C. (1981). Extensive polymorphism in the mitochondrial DNA of apes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 78(10): 6319-6323.
- Forster, P., Harding, R., Torroni, A. y Bandelt, H.-Jurgen. (1996). Origin and Evolution of Native American mtDNA Variation: A Reappraisal. *American Journal of Human Genetics*, 59: 935-945.
- Forster, P., Harding, R., Torroni, A. y Bandelt, H.-J. (1997). Reply to Bianchi and Bailliet. *American Journal of Human Genetics*, 61(1): 246-247.
- Giles, R. E., Blanc, H., Cann, H. M. y Wallace, D. C. (1980). Maternal inheritance of human mitochondrial DNA. *Genetics*, 77(1): 6715-6719.
- Goebel, T., Waters, M. y Dikova, M. (2003). The Archaeology of Ushki Lake, Kamchatka, and the Pleistocene Peopling of the Americas. *Science (New York, N.Y.)*, 301(5632): 501-505.
- González-Oliver, A. (2001). Análisis de los linajes Fundadores del DNA Mitocondrial en los restos óseos de Pobladores prehispánicos del sitio maya de Xcaret, Quintana Roo. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias, UNAM.
- González-Oliver, A., Márquez-Morfín, L., Jiménez, J. C. y Torre-Blanco, A. (2001). Founding Amerindian mitochondrial DNA lineages in ancient Maya from

- Xcaret, Quintana Roo. *American Journal of Physical Anthropology*, 116(3): 230-235.
- González-Oliver, A., Acuña-Alonzo, A. P., De la Cruz, L. I., Garfias-Morales, E., Aguirre-Lara, M. E., Glenn, S. D. y Torre-Blanco, A. (2011). Análisis genético de poblaciones mayas y lacandonas de las Tierras Bajas. IV Simposio Internacional El Hombre Temprano en América (p. 59-74). IIA-UNAM, Instituto Nacional de Antropología e Historia, Museo del Desierto, A.C. México. D.F.
- González-Oliver, A. Laboratorio de Bioquímica, Departamento de Biología. Facultad de Ciencias, UNAM. (comunicación personal), 9 de enero de 2012.
- Goto, Y-ichi, Nishino, I., Horai, S., & Nonaka, I. (1996). Detection of DNA Fragments Encompassing the Deletion Junction of Mitochondrial Genome. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 222: 215-219.
- Greenberg, J. H., Turner, C.G. II, Zegura, S. L. (1986). The Settlement of the Americas: A Comparison of the Linguistic, Dental, and Genetic Evidence. *Current Anthropology*, 27(5): 477-497
- Guzmán-Medina, M. G. V. (2005). Una nueva mirada hacia los Mayas de Yucatán: identidad, cultura y poder. Universidad Autónoma de Yucatán. Mérida, Yucatán, 475 p.p.
- Harihara, S., Saitou, N., Hirai, M., Gojobori, T., Park, K. S., Misawa, S., Ellepola, S. B., *et al.* (1988). Mitochondrial DNA polymorphism among five Asian populations. *American Journal of Human Genetics*, 43(2): 134-143.
- Hernández-Albertos, I. (2000). Análisis Mitológico de los Mayas-Lacandonas. Tesina Profesional. Facultad de Medicina, UNAM.
- Horai, S. y Hayasaka, K. (1990). Intraspecific Nucleotide Sequence Differences in the Major Noncoding Region of Human Mitochondrial DNA. *American Journal of Human Genetics*, 46: 828-842.
- Horai, S., Satta, Y., Hayasaka, K., Kondo, R., Inoue, T., Ishida, T., Hayashi, S., Takahata, N. (1992). Man's place in hominoidea revealed by mitochondrial DNA genealogy. *Journal of Molecular Evolution*, 35(1): 32-43.

- Horai, S., Kondo, R., Nakagawa-Hattori, Y. y Hayashi, S. (1993). Peopling of the Americas, Founded by Four Major Lineages of Mitochondrial DNA. *Molecular Biology and Evolution*, 10(1): 23-47.
- INEGI (2004). La Población Indígena en México. p. 196. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. Aguascalientes, México.
- INEGI (2005). Censo de Población y Vivienda 2005. Tabulados básicos. México. Disponible en: <http://www.inegi.org.mx/default.aspx>
- INEGI (s.f.). Cuéntame, Información por entidad. Estado de México. Extraído el 15 de febrero de 2012 desde: <http://cuentame.inegi.org.mx/monografias/informacion/mex/territorio/clima.aspx?tema=me&e=15>
- Instituto Nacional Indigenista. (1982). Grupos Etnicos de México. Instituto Nacional Indigenista. México D.F.
- Jeffreys, A. J. Wilson, V. y Thein S.L. (1985). Individual- specific fingerprints of human DNA. *Nature*, 316:76-79.
- Kemp, B. M., Reséndez, A., Roman-Berrelleza, J. A., Malhi, R. S. y Smith, D. G. (2005). An Analysis of Ancient Aztec mtDNA from Tlatelolco: Pre-Columbian Relations and Spread of Uto Aztecan. In D. M. Reed (Ed.), *Biomolecular Archaeology* (p. 22-46). Illinois.
- Kemp, B. M., González-Oliver, A., Malhi, R. S., Monroe, C., Schroeder, K. B., McDonough, J., Rhett, G., *et al.* (2010). Evaluating the Farming/Language Dispersal Hypothesis with genetic variation exhibited by populations in the Southwest and Mesoamerica. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(15), 6759-6764.
- Kivisild, Toomas, Tolk, H.-V., Parik, J., Wang, Y., Papiha, S. S., Bandelt, H.-J. y Villems, R. (2002). The emerging limbs and twigs of the East Asian mtDNA tree. *Molecular Biology and Evolution*, 19(10): 1737-1751.
- Kolman, C. J. y Bermingham, E. (1997). Mitochondrial and nuclear DNA diversity in the Chocó and Chibcha Amerinds of Panamá. *Genetics*, 147(3): 1289-1302.

- Lalueza, C., Pérez-Pérez, A., Prats, E., Cornudella, L. y Turbón, D. (1997). Lack of founding Amerindian mitochondrial DNA lineages in extinct aborigines from Tierra del Fuego-Patagonia. *Human Molecular Genetics*, 6(1): 41-46.
- Lastra, Y. (2006). Los otomíes, su lengua y su historia, IIA-UNAM, México. D.F., 519 p.p.
- Lorenz, J. G. y Smith, D. G. (1996). Distribution of Four Founding mtDNA Haplogroups Among Native North Americans. *American Journal of Physical Anthropology*, 101: 307-323.
- López-Mora, R. (2005). Otomíes y Mexicanos en la Tierra de En Medio. Tesis Doctoral. Facultad de Filosofía y Letras, UNAM.
- Malhi, R. S., Eshleman, J. A., Greenberg, J. A., Weiss, D. A., Schultz Shook, B. A., Kaestle, F. A., Lorenz, J. G., *et al.* (2002). The structure of diversity within New World mitochondrial DNA haplogroups: implications for the prehistory of North America. *American Journal of Human Genetics*, 70(4): 905-919.
- Máynez, P. y Reinoso, M. (2009). El mundo indígena desde la perspectiva actual. *Destiempos.com*, 3(18): 577.
- Merriwether, D. A. y Ferrell, R. E. (1996). The Four Founding Lineage Hypothesis for the New World: A Critical Reevaluation. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 5(1): 241-246.
- Merriwether, D. A., Rothhammer, F. y Ferrell, R. E. (1995). Distribution of the four founding lineage haplotypes in native Americans suggests a single wave of migration for the New World. *American Journal of Physical Anthropology*, 98(4): 411-430.
- Messmacher, M., Genovés, S., Villanueva, M., Lisker, R., Lastra, Y., Navarrete, C., Villa-Rojas, A., Cámara-Barbachano, F., Nolasco, M., Melesio, M., Galindo-Blanco, A., Gálvez, E., Maldonado, C. (1986). *Dinámica Maya: Los Refugiados Guatemaltecos*. FCE. México, D.F., 355 p.p.
- Miller, M. (1997). TFPGA (Tools for Population Genetics Analysis). Department of Biological Sciences, Northern Arizona University, Flagstaff, Arizona.

- Montiel-Duarte, R. (2000). Estudio Diacrónico de la Variabilidad del DNA Mitocondrial en Población Catalana. Tesis Doctoral. Universitat Autònoma de Barcelona.
- Morales-Vallejo, P. (2007). Análisis de variables nominales: la prueba de Ji cuadrado (X^2), la distribución binomial, el contraste de proporciones. Facultad de Ciencias Humanas y Sociales. Universidad Pontificia Comillas. Madrid, España, 29 p.p.
- Morley, S. G. (1947). La Civilización Maya. Fondo de Cultura Económica. México, 575 p.p.
- National Forensic Science Technology Center (s.f.). President's DNA Initiative, DNA Analysts training website. Extraído el 3 de enero de 2011 desde: http://www.nfstc.org/pdi/Subject09/pdi_s09_m02_01_a.htm
- Navarrete-Linares, F. (2008). Los Pueblos Indígenas de México. Comisión Nacional para el Desarrollo de los Pueblos Indígenas. México D.F., 141 p.p.
- Nei, M. (1972). Genetic distance between populations. *American Naturalist*, 106: 283-292.
- Oehmichen B., C. (2005). Identidad, Género y Relaciones interétnicas Mazahuas en la Ciudad de México. Instituto de Investigaciones Antropológicas. UNAM. México, D.F., 437 p.p.
- Ortíz-Álvarez, M. I. (2005). La población hablante de lenguas indígenas en México 1.3.3. Temas Selectos de Geografía de México. UNAM.
- Pakendorf, B. y Stoneking, M. (2005) Mitochondrial DNA and Human Evolution. *Annual Reviews Genomics Human Genetic*, 6: 165-183.
- Peñaloza-Espinosa, R. I., Arenas-Aranda, D., Cerda-Flores, R. M., Buentello-Malo, L., González-Valencia, G., Torres, J., Alvarez, B., et al. (2007). Characterization of mtDNA haplogroups in 14 Mexican indigenous populations. *Human biology; an international record of research*, 79(3): 313-320.
- Questa-Rebolledo, A. y Utrilla-Sarmiento, B. (2006). Otomíes del Norte del Estado de México y sur de Querétaro. Pueblos Indígenas del México Contemporáneo. Comisión Nacional para el Desarrollo de los Pueblos Indígenas. México.

- Romero-García, E. (2010). Análisis de los linajes fundadores del DNA mitocondrial en los grupos étnicos contemporáneos: Mazahua y Otomí del Estado de México. Tesis Profesional. ENAH, INAH. México. D.F.
- Ruz, M. H. (2006). Mayas. Pueblos Indígenas del México Contemporáneo. Comisión Nacional para el Desarrollo de los Pueblos Indígenas. México. D.F.
- Saiki, R. K., Scharf, S., Faloona, F., Mullis, K. B., Horn, G. T., Erlich, H. A. y Arnheim, N. (1985). Enzymatic Amplification of B-Globin Genomic Sequences and Restriction Site Analysis for Diagnosis of Sickle Cell Anemia. *Science*, 230(4732): 1350-1354.
- Saiki, R. K., Gelfand, D., Stoffel, S., Scharf, S., Higuchi, R., Horn, G., Mullis, K., *et al.* (1988). Primer-directed enzymatic amplification of DNA with a thermostable DNA polymerase. *Science*, 239(4839): 487-491.
- Sambrook, J. y Russell, D. W. (2001). *Molecular Cloning. A Laboratory Manual*, 3^a ed, Cold Spring Harbor Laboratory Press, New York.
- Sánchez-Solís, J. F. (2010). Análisis de los linajes fundadores del DNA mitocondrial en individuos contemporáneos: mazahuas, otomíes y mestizos del Estado de México. Tesina Profesional. Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Xochimilco.
- Sandoval-Forrero, E. (1997). Población y cultura en la etnoregión mazahua (*jañtjo*). Universidad Autónoma del Estado de México. Toluca, México/México, D.F., 137 p.p.
- Sandoval, K., Buentello-Malo, L., Peñaloza-Espinosa, R., Avelino, H., Salas, A., Calafell, F. y Comas, D. (2009). Linguistic and maternal genetic diversity are not correlated in Native Mexicans. *Human Genetics*, 126(4): 521-531.
- Schurr, T. G., Ballinger, S. W., Gan, Y. Y., Hodge, J. A., Merriwether, D. A., Lawrence, D. N., Knowler, W. C., *et al.* (1990). Amerindian mitochondrial DNAs have rare Asian mutations at high frequencies, suggesting they derived from four primary maternal lineages. *American Journal of Human Genetics*, 46:613-623.

- Serrano-Carretero, E., Gámez-Montes, V., Maldonado-Salazar, I., Bello-Jiménez, E., Velázquez-Rosendo, B., Ayala, M. de L., García-Vidales, L. V., *et al.* (2006). Regiones indígenas de México. México D.F., 148 p.p.
- Sharer, R. J. (2003). La Civilización Maya. Fondo de Cultura Económica. México D.F., 882 p.p.
- Shields, G. F., Schmiechen, A. M., Frazier, B. L., Redd, A., Voevoda, M., Reed, J. K. y Wardt, R. H. (1993). mtDNA Sequences Suggest a Recent Evolutionary Divergence for Beringian and Northern North American Populations. *American Journal of Human Genetics*, 53: 549-562.
- Smith, David Glenn, Malhi, R. S., Eshleman, J. A., Lorenz, J. G. y Kaestle, F. A. (1999). Distribution of mtDNA haplogroup X among Native North Americans. *American Journal of Physical Anthropology*, 110(3): 271-284.
- Solórzano-Navarro, E. (2006). De la Mesoamérica Prehispánica a la Colonial: La huella del DNA antiguo. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Barcelona.
- Soustelle, J. (1993). La familia otomí-pame del México central. Fondo de Cultura Económica. México, 579 p.p.
- StatSoft Inc. (2004). STATISTICA version 7.0 for Windows. StatSoft Inc. Tulsa, Oklahoma.
- Stone A. y Stoneking M. (1993). Ancient DNA a pre-Columbian Amerindian population. *American Journal of Physical Anthropology*, 92: 463-471.
- Stone, A. C. y Stoneking, M. (1998). mtDNA analysis of a prehistoric Oneota population: implications for the peopling of the New World. *American Journal of Human Genetics*, 62(5): 1153-1170.
- Stoneking, M., Jorde, L. B., Bhatia, K. y Wilson, A. C. (1990). Geographic Variation in Human Mitochondrial DNA from Papua New Guinea. *Genetics*, 124: 717-733.
- Thompson, J. E. (1992). Grandeza y decadencia de los Mayas (3ª ed.). Fondo de Cultura Económica. México, 399 p.p.
- Tiesler B., V. I. (1999). Rasgos Bioculturales entre los Antiguos Mayas. Aspectos Arqueológicos y Sociales. Tesis Doctoral. Facultad de Filosofía y Letras, UNAM.

- Torre-Blanco, A. Laboratorio de Bioquímica, Departamento de Biología. Facultad de Ciencias, UNAM. (Comunicación personal), 17 de marzo de 2008.
- Torrioni, A., Schurr, T. G., Yang, C. C., Szathmary, E. . J., Williams, R. C., Schanfield, M. S., Troup, G. A., *et al.* (1992). Native American mitochondrial DNA analysis indicates that the Amerind and the Nadene populations were founded by two independent migrations. *Genetics*, 130(1): 153-62.
- Torrioni, A., Schurr, T. G., Cabell, M. F., Brown, M. D., Neel, J. V., Larsen, M., Smith, D. G., *et al.* (1993a). Asian affinities and continental radiation of the four founding Native American mtDNAs. *American Journal of Human Genetics*, 53(3): 563-590.
- Torrioni, A., Sukernik, R. I., Schurr, T. G., Starikovskaya, Y. B., Cabell, M. F., Crawford, M. H., Comuzzie, A. G., *et al.* (1993b). mtDNA variation of aboriginal Siberians reveals distinct genetic affinities with Native Americans. *American Journal of Human Genetics*, 53(3): 591-608.
- Torrioni, A., Chen, Y.-S., Semino, O., Santachiara-Beneceretti, A. S., Scott, C. R., Lott, M. T., Winter, M., *et al.* (1994a). mtDNA and Y-chromosome polymorphisms in four native American populations from Southern Mexico. *American Journal of Human Genetics*, 54(2): 303-318.
- Torrioni, A., Miller, J. A., Moore, L. G., Zamudio, S., Zhuang, J., Droma, T. y Wallace, D. C. (1994b). Mitochondrial DNA analysis in Tibet: Implications for the origin of the Tibetan population and its adaptation to high altitude. *American Journal of Physical Anthropology*, 93(2): 189-199.
- Torrioni, A. y Wallace D. C., (1995) mtDNA Haplogrups in Native Americans. *American Journal of Human Genetics*, 56: 1234-1236.
- Trench, T. (2005). Representaciones y sus impactos: El caso de los Lacandones en la Selva Lacandona. *Liminar. Estudios Sociales y Humanísticos*, 3(2): 48-69.
- Villa-Rojas, A. (1985). Estudios Etnológicos. Los Mayas, Serie Antropológicas, núm. 38, UNAM, México.
- Von H., V. W. (1973). El Mundo de los Mayas. Diana. México, 270 p.p.

- Wallace, Douglas C., Garrison, K. y Knowler, W. C. (1985). Dramatic Founder Effects in Amerindian Mitochondrial DNAs. *American Journal of Physical Anthropology*, 68(2): 149-155.
- Wright C., D. C. (1995). El papel de los otomíes en las culturas del Altiplano Central: 5000 a.C.-1650 d.C. In F. E. Nava (Ed.), Primer Coloquio de Otopames (p. 225-242). Quéretaro, México.
- Wrischnik, L. A., Higuchii, R. G., Stoneking, M., Erlich, H. A., Higuchi, R. G., Arnheim, N. y Wilson, A. C. (1987). Length mutations in human mitochondrial DNA: direct sequencing of enzymatically amplified DNA. *Nucleic Acids Research*, 15(2): 529-542.